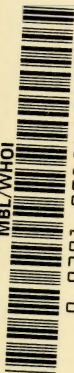


591.5
I.U.B.S.

MBL/WHOI



0 0301 0018659 9

ANIMAL PSYCHOLOGY SEMINARS

I. U. B. S.

Section de Psychologie expérimentale
et
Comportement Animal

BUREAU

Président : Professeur H. PIERON ; Paris

Vice Présidents :

Sir FRÉDÉRIC BARTLETT ; Cambridge
Prof. C. H. GRAHAM ; Columbia University
Prof. H. LANGFELD ; Princeton
Prof. PIAGET ; Genève

Secrétaire général :

Prof. G. VIAUD ; Strasbourg

Secrétaire exécutif :

Prof. E. VALENTINI ; Rome
Prof. F. J. J. BUYTENDIJK ; Utrecht
Prof. MORINGA ; Chiba (Japon)

Adresse du Secrétariat

Laboratoire de Psychologie animale
Institut de Zoologie et Biologie générale
12, rue de l'Université
STRASBOURG (France)

Library of Congress Card No. 59-13715

INTERNATIONAL UNION OF BIOLOGICAL SCIENCES
UNION INTERNATIONALE DES SCIENCES BIOLOGIQUES

EXPERIMENTAL PSYCHOLOGY AND ANIMAL
BEHAVIOUR SECTION

ANIMAL PSYCHOLOGY SEMINARS

Strasbourg University - October 1956

and

Brussels University - August 1957

PERGAMON PRESS

LONDON . PARIS . NEW YORK . LOS ANGELES

1959

PERGAMON PRESS LTD.
4 & 5 Fitzroy Square, London, W.1.

PERGAMON PRESS, S.A.R.L.
24, rue des Écoles, Paris (V^e)

PERGAMON PRESS, INC.
122, East 55th Street, New York 22, N. Y.
P. O. Box 47715 Los Angeles, California

Copyright



1959

Pergamon Press, Ltd.

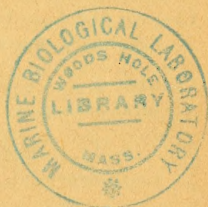
PRINTED IN FRANCE

IMPRIMERIE MODERNE, 43, rue Voltaire - AGEN (L.-et-G.)

RÉUNION DU 4 OCTOBRE 1956

A S T R A S B O U R G

lors de la Session d'Études
de l'Association de Psychologie Scientifique
de Langue Française
(*Strasbourg, 5-8 octobre 1956*)



Communications du 4 octobre 1956

- CAIN (J.) et M^{me} EXTREMET (J.). — *Apprentissage et névroses expérimentales*
- BRUN (R.). — *Le Cerveau des Fourmis et des Insectes en général comme instrument de formation des réflexes conditionnés.*
- MEDIONI (J.). — *Analyse expérimentale du phototropisme de la Drosophile sauvage.*
- HEINTZ (E.). — *La question des substances terrifiantes.*
- LANGFELD (H.S.). — *Animal behavior studies at the R.B. Jackson Memorial Laboratory, Bar Harbor.*
- VALENTINI (E.). — *Contribution à la connaissance de l'agressivité du trembleur-paon père.*
- TEN CATE (J.). — *Modification des réflexes de la conduite des animaux par conditionnement.*
-

APPRENTISSAGE ET NÉVROSES EXPÉRIMENTALES

par Jacques CAIN et Josette EXTREMET
(Marseille)

Pour rester assez proche des sujets qui seront exposés demain, ici même, et tout en demeurant dans le cadre de la psychologie animale, il nous a paru intéressant d'exposer la question des relations entre l'apprentissage et les névroses expérimentales. Il s'agit, d'ailleurs, d'un problème qui s'est imposé à nous au cours même de nos recherches expérimentales et plus particulièrement lorsque nous nous sommes attaché à l'étude de la genèse du comportement morbide chez le chat ou le rat (1). En effet, que ce soit au cours de notre expérimentation, que ce soit à la lecture des travaux des divers auteurs, il nous est apparu que les troubles de la conduite provoqués chez l'animal pouvaient survenir dans des conditions très variées : dans certains cas, la névrose est la suite inéluctable d'un processus de conditionnement bien ordonné ; — dans d'autres cas, au contraire, le même trouble apparaît de façon brutale sans que l'animal ait subi un dressage antérieur, si minime soit-il. De plus, il ne suffit pas de faire précéder le déclenchement de la névrose par un apprentissage complexe, pour dire que l'un est la conséquence de l'autre ; et, à l'inverse, on peut se demander si même dans les expériences où le trouble a un déclenchement très aigu il n'a pas existé un apprentissage passé plus ou moins inaperçu.

C'est ainsi que nous voudrions aujourd'hui nous poser, sinon résoudre, les questions suivantes : quel est le rôle de l'apprentissage dans le déclenchement des névroses chez l'animal ? Lorsque cet apprentissage existe en fait, est-il toujours nécessaire ? Enfin, dans les cas où l'expérimentateur ne l'a pas sciemment utilisé, peut-on affirmer qu'il soit véritablement absent ?

Pour mieux situer notre développement, il est nécessaire de rappeler ici quelques données essentielles sur les névroses expérimentales.

Comme le terme prête à confusion en raison des compréhensions multiples que chacun lui accorde, disons tout d'abord que nous entendons sous la définition de névroses expérimentales, *tous les changements du comportement, segmentaires ou globaux, aigus ou plus ou moins chroniques, survenant chez l'animal en situation devant un expérimentateur.*

Sémiologiquement, l'élément essentiel de l'attitude névrotique est donc comparatif, il s'agit d'un changement du comportement de l'animal, changement que l'on peut objectiver de deux manières : soit par rapport au comportement antérieur, soit par rapport à un animal témoin.

La névrose obtenue se caractérise par des troubles généraux de la conduite et par des modifications portant sur certaines attitudes : activité ralentie ou au contraire exagérée, agressivité ou au contraire passivité extrême, troubles portant sur l'alimentation, la sexualité, modification des rapports entre l'animal et ses congénères ou entre l'animal et l'expérimentateur.

Pour créer un tel état névrotique on a utilisé de multiples procédés qui, en fait, peuvent se ramener à trois mécanismes fondamentaux :

— le premier procédé consiste à placer des animaux antérieurement conditionnés à réagir à des stimuli de sens contraire dans une situation où la discrimination n'est plus possible. C'est le mécanisme utilisé dans l'expérience princeps de Cheng-Krestovnikova (2) et repris par la suite par de nombreux auteurs comme Maier, Cook et Bijou (3), (4), (5).

— un deuxième procédé consiste à soumettre l'animal, brutalement à des stimuli très intenses qui rendent la situation d'emblée insupportable. C'est ce procédé que Rikman a utilisé chez le chien et c'est par un processus semblable que l'on peut déclencher des crises audiogènes chez le rat blanc (6).

— le dernier procédé a été préconisé par Masserman et peut se résumer ainsi : on conditionne les animaux à une habitude précise et on rend ensuite impossible l'accomplissement de cette habitude grâce à un élément traumatique surajouté (7).

Ces trois procédés fondamentaux sont à la base des multiples méthodes que chacun a pu décrire pour déclencher la névrose chez l'animal. C'est précisément sur ces méthodes essentielles que nous allons essayer de voir la valeur de l'apprentissage dans le déclenchement ultérieur du trouble du comportement.

*
* *

Examinons tout d'abord le cas où la névrose apparaît sans que l'expérimentateur ait utilisé volontairement l'apprentissage. L'animal non préparé est placé brusquement de sa cage de séjour

dans une situation nouvelle qui le traumatise immédiatement. C'est l'exemple que nous offre la crise audiogène du rat blanc où nous rappellerons que 30 % des animaux pris au hasard dans un élevage neuf réagissent par une crise aiguë lorsqu'on les soumet à des bruits spécifiques. L'autre exemple nous est donné par Rikman qui utilisa des chiens non préparés et les plaça d'emblée devant une sommation de stimuli très intenses et très divers. Un dernier exemple, enfin, est celui de la pseudo-épilepsie de Brown-Sequard où les cobayes à qui l'on a sectionné les deux nerfs sciatiques, présentent des crises nerveuses quand on pince la peau de leur nuque.

Nous savons que tous les auteurs ne sont pas d'accord pour déclarer que de tels états sont de véritables névroses expérimentales mais nous ne voulons pas nous étendre sur ce point que nous avons défendu dans des travaux antérieurs. Rappelons seulement que dans la crise audiogène et la pseudo-épilepsie de Brown-Sequard, l'importance du conflit et la négativité de l'électroencéphalographie plaident entre autres très nettement en faveur d'une compréhension névrotique de ces états morbides.

Quoi qu'il en soit, on peut affirmer qu'il n'existe dans ces diverses expériences, aucun apprentissage antérieur, même latent, même involontaire. La seule donnée restrictive peut être la suivante : les animaux utilisés dans de telles expériences sont des animaux de laboratoire, c'est-à-dire élevés dans certaines conditions de familiarisation avec l'expérimentateur. Et si l'on peut dire qu'il n'a pas existé un apprentissage réel, il faut quand même reconnaître que ces animaux n'ont absolument pas été préparés aux divers stimuli qu'on allait leur infliger. En somme, il n'y a pas apprentissage, mais il y a, au contraire, manque de préparation, si bien que l'animal est encore plus surpris au moment où on le soumet à la situation cruciale.

Toutes ces névroses qui apparaissent sans apprentissage ont en commun les faits suivants :

— le premier fait est que dans ces situations, la névrose n'apparaît pas de façon constante. Quel qu'il soit, le procédé n'est pas parfaitement efficace ; c'est ainsi que seulement 30 % des rats font des crises audiogènes et que, par ailleurs, tous les chiens ne se névroseront pas dans la situation où Rikman les avait placés ;

— un deuxième fait, propre à ces états, est l'intensité des moyens mis en œuvre pour que la situation devienne conflictuelle : chez le cobaye de Brown-Sequard la section des sciatiques est une opération grave ; — chez les chiens de Rikman les stimuli sont particulièrement violents ; — chez les rats audiogènes l'intensité sonore utilisée est extrêmement forte ;

— un dernier fait, enfin, est que les stimulations que l'on utilise ainsi sont très souvent sélectives et propres à certaines espèces : seul le cobaye réagit ainsi à la section de ses sciatiques, seul le rat ou la souris sont sensibles de telle manière au bruit émis.

La névrose peut donc apparaître chez l'animal sans apprentissage antérieur, mais il faut alors noter que le procédé n'est pas toujours efficace, que l'on est souvent obligé de faire appel à des stimuli très intenses et enfin que les procédés sont souvent spécifiques à certaines espèces.

*
**

Nous abordons maintenant le deuxième cas, qui se situe à l'opposé du précédent: la névrose apparaît après un apprentissage, la situation conflictuelle est créée après que l'on ait établi chez l'animal un dressage long et minutieux. Le traumatisme apparaît alors au moment où l'on change les conditions de l'expérience. L'exemple typique nous est donné par l'expérience classique du chien qui a appris à discriminer entre un cercle et une ellipse: lorsque le rapport entre les deux axes atteint $9/8$ la névrose survient. De notre côté, nous avons conditionné des rats à discriminer deux couleurs et lorsque la différenciation devenait impossible, nos rats présentaient aussi des troubles du comportement.

Dans tous ces cas, l'apprentissage est l'élément nécessaire dans le déclenchement de la névrose. Si l'on n'est pas passé par le détour du dressage, qui chez l'animal crée des circuits particuliers (si l'on suit une certaine terminologie) et (nous aimerions mieux dire) donne un sens particulier à chaque chose, on n'obtient pas de troubles névrotiques. Ici, c'est bien le conflit artificiellement créé qui détermine la névrose, conflit que l'on peut placer sur un plan neuro-physiologique, sur un plan pulsionnel ou tout aussi bien comme une contradiction entre des significations de sens opposé.

Nous noterons ici qu'un tel procédé, même s'il est plus délicat, a l'avantage sur les précédents, de déterminer pratiquement toujours les anomalies de la conduite.

*
**

Un dernier exemple doit être soumis à notre critique. En effet, dans certains cas, l'expérimentateur crée un apprentissage puis fait apparaître une névrose, mais le lien entre les deux est beaucoup moins évident qu'il le paraît. Reprenons par exemple l'expérimentation de Masserman ou même celle que nous avons conduite dans le même sens. Des chats sont dressés à appuyer sur une pédale en réponse à un stimulus sonore pour recevoir leur nourriture. Dans l'expérience cruciale on électrifie la pédale, si bien que l'animal surpris, présente des troubles du comportement. En répétant l'expérimentation un certain nombre de fois, on aboutit ainsi à une véritable névrose expérimentale. Il apparaît au premier abord dans cette expérimentation, que la névrose est la conséquence logique de l'apprentissage. Or, en fait, et à regarder les choses de plus près on s'aperçoit que le rôle joué par l'apprentissage est bien différent de celui qui apparaissait dans les expériences de discrimination de type

Pavlov. Il est vraisemblable que si l'on électrifiait la mangeoire de n'importe quel chat, placé dans n'importe quelle condition, il présenterait aussi des troubles du comportement.

L'intérêt de l'apprentissage est quand même ici évident. D'abord parce qu'il nous permet de voir quels sont les éléments en présence au moment du conflit et donc de mieux isoler le facteur déterminant. Nos chats par exemple sont pris entre l'habitude acquise d'aller appuyer sur la pédale et la peur de recevoir la décharge électrique et une telle méthode nous permet évidemment beaucoup mieux d'étudier la conduite approche-évitement comme l'a fait Miller.

Un autre avantage est qu'une telle méthode nous permet de diminuer l'intensité du traumatisme utilisé. Par exemple, le choc électrique que l'animal reçoit est extrêmement léger et si, au lieu d'un choc électrique on fait tomber l'animal dans une trappe comme nous l'avons fait avec Masserman et Pechtel, l'action traumatisante est relativement nulle. L'intérêt ici, est donc de nous rapprocher de conditions que l'on pourrait qualifier de naturelles et d'éliminer toute action physique directe du traumatisme (8).

Un dernier avantage, enfin, est de nous permettre d'objectiver les troubles du comportement par rapport à un critère précis, celui de l'apprentissage antérieur. Tel animal qui n'effectuait plus d'erreur et accomplissait le test de façon régulière et parfaite se trompera régulièrement quand il est névrosé. En le testant à nouveau quotidiennement, on pourra se rendre compte des progrès effectués et du retour progressif des états antérieurs.

*
* *

Ainsi donc, les relations entre l'apprentissage et les névroses expérimentales nous apparaissent comme beaucoup plus complexes que ne le révélait un examen superficiel. Dans certains cas où l'expérimentateur croit ne pas utiliser d'apprentissage, il existe malgré tout une certaine relation entre l'expérimentateur, l'animal et les données expérimentales avant la création du traumatisme. Dans d'autres expériences, les conduites apprises sont absolument nécessaires pour déclencher le trouble du comportement. Enfin, une troisième perspective nous montre des névroses apparaissant après un apprentissage qui n'a pas un lien génétique direct avec l'anomalie de la conduite mais garde malgré tout un intérêt majeur. Ce sont ces diverses réflexions qui nous ont paru intéressantes à mettre au point et à exposer ici.

Travail du Département de Psycho-Pathologie
du Laboratoire de Physiologie (P^r Morin),
Faculté de Médecine de Marseille.

OUVRAGES CITÉS

- (1) CAIN J. — La crise audiogène du rat albinos. — *Thèse de Sciences*. Marseille 1952. 75 pages.
 - (2) CHENGER-KRESTOVNIKOVA. — Le problème de la différenciation des excitations visuelles et des limites de la différenciation de l'analyseur visuel du chien. *Bul. de l'Inst. Scient. Lesgaft de Pétrograd*. 3, 1921.
 - (3) MAIER N.R.F. — Studies of abnormal behavior in the rat. I. The neurotic pattern and an analysis of the situation which produces it. *New York Harper*. Bros. 1939, 55-81.
 - (4) COOK S.W. — A survey of methods used to produce experimental neurosis. *Amer. J. Psychiat.* 1939, 95, 1259-1276.
 - (5) BINOU S.W. — A study of experimental neurosis in the rat by the conditionnel response technic. *J. of Comp. Psychol.* 1943, 36, 1-20.
 - (6) RIKMAN V.V. — Trouble de l'activité nerveuse normale du chien sous l'influence d'excitants étrangers forts. — *Trav. des Lab. de Physiol. Pavlov*, 1928, 3, F.L.
 - (7) MASSERMAN J.H. and PECHTEL C. — Neurosis in monkeys. A preliminary report of experimental observations. — *Ann. of the New York Acad. of Sci.* 1953, 56, 253-265.
 - (8) MASSERMAN J.H., PECHTEL C. et CAIN J. — Création de névroses expérimentales chez le chat par un traumatisme psychologique. — *C.R. Soc. de Biol.* 1954, 148, 2041.
-

LE CERVEAU DES FOURMIS ET DES INSECTES EN GÉNÉRAL COMME INSTRUMENT DE FORMATION DES RÉFLEXES CONDITIONNÉS

par R. BRUN, Zurich

MONSIEUR LE PRÉSIDENT,

Avant de commencer j'éprouve le vif désir de dire quelques mots à votre adresse :

Quoique ce soit la première fois que j'ai le plaisir de vous rencontrer en personne, ce n'est pas maintenant que je fais votre connaissance. En effet, c'était en 1913, lorsque j'étudiais la littérature sur le problème de l'orientation lointaine des fourmis, que j'avais trouvé entre autres deux travaux que vous avez jadis consacrés à ce problème fascinant. Et en les lisant je me rendis compte qu'il y avait là enfin une trace de lueur qui pourrait mener à la solution de certaines questions qui jusqu'alors étaient restées absolument obscures. Je ne tarderai pas à vous dire que ces deux travaux sortis de votre plume m'avaient beaucoup inspirés dans mes propres recherches en me montrant la direction à suivre. Je tiens à vous en remercier de tout mon cœur !

MESDAMES ET MESSIEURS,

En étudiant le cerveau d'une fourmi (*fig. 1*) (il s'agit de la fourmi commune des bois *F. rufa* L.) dans une série de coupes transversales — que voici — nous sommes tout de suite frappés de la présence de deux lobes proéminents sur les deux côtés de la face dorsale du protocerebrum, parce que leur structure histologique rappelle singulièrement celle de l'écorce cérébrale des vertébrés supérieurs. En effet, ces lobes symétriques forment de chaque côté *deux circonvolutions* de substance moléculaire entourées d'une épaisse couche périphérique à très petites cellules, — des cellules nerveuses de la

deuxième catégorie de *Golgi*. Nous venons de décrire les « lobes à circonvolutions » ou corps pédonculés, découverts dès 1850 par le fameux histologue français *François Dujardin*, chez une petite fourmi du genre *Lasius*. En même temps *Dujardin* a pu montrer que ces lobes à circonvolutions se trouvent aussi chez les autres hyménoptères sociaux, c'est-à-dire chez les abeilles, les bourdons et les guêpes.

Bien plus tard, en 1874, *Auguste Forel*, le célèbre myrmécologue de la Suisse française a démontré pour la première fois que le développement des corps pédonculés — au moins chez les fourmis — diffère nettement dans les trois sexes (fig. 2), c'est-à-dire qu'il se soumet au trimorphisme de ces insectes sociaux : très petits chez les mâles ils sont assez bien développés chez la femelle et atteignent le plus haut degré de perfection chez les ouvrières. Il paraît donc que ce trimorphisme cérébral est étroitement lié aux facultés « mentales » des trois sexes. En effet, on sait depuis longtemps que chez les fourmis comme chez les autres hyménoptères sociaux, ce sont les ouvrières auxquelles incombent presque uniquement les soins pour la communauté sociale, tandis que les femelles fécondées n'y prennent généralement part que pendant une période très restreinte de leur vie et que les mâles n'y jouent aucun rôle du tout. Aussi la faculté de former des réflexes conditionnés n'a-t-elle pu être nettement démontrée que chez les ouvrières et les femelles, les mâles par contre n'étant que des machines à réflexes inconditionnés.

Cette découverte nous impose une courte excursion dans l'anatomie comparée :

Voici le cerveau (*Ganglion supraoesophagien*) d'un orthoptère (fig. 3), la grande sauterelle verte (*Locusta viridissima*). On remarque de suite que les corps pédonculés de cet insecte sont toujours assez bien développés, mais on se rend compte en même temps qu'ils ne forment que deux calottes à un seul calice qui ne montrent aucune trace d'involution et ne rappellent en rien les circonvolutions élégantes des fourmis.*)

Par contre, en examinant une coupe transversale du *Ganglion mandibulaire* de cet insecte (fig. 4), on est tout de suite frappé du nombre et de la grandeur des cellules motrices à la base du ganglion. On pouvait s'y attendre si l'on pense aux sauterelles migratoires dont les essaims sont capables de ruiner en quelques heures la récolte d'une année d'un district entier !

Chez les *Lépidoptères* (fig. 5) (il s'agit du cerveau de la *Macroglossa stellatarum*), les corps pédonculés semblent même manquer complètement au premier abord. Cependant si l'on suit la série des

(*) Il y a lieu cependant de remarquer ici que les corps pédonculés ne sont pas si pauvrement développés chez tous les Orthoptères. En effet, chez les *Blattides* on trouve, selon *Newton*, des circonvolutions assez bien formées, mais pas encore strictement séparées en un corps médial et un corps latéral. C'est aussi le cas chez certains *Lépidoptères* de la famille des *Papilionides*.

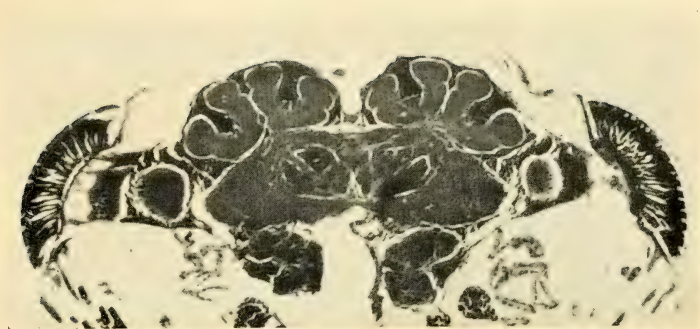


Fig. 1

CERVEAU DE LA FOURMI DES BOIS
(*Formica rufa* L.) (Microphotogramme)

On reconnaît très bien au-dessus du tronc cérébral les deux circonvolutions élégantes à chaque côté. A gauche et à droite : les yeux complexes avec la rétine et le lobe optique, en bas les lobes olfactifs.



Fig. 2

LE TRIMORPHISME DU DÉVELOPPEMENT DES CORPS PÉDONCULÉS DANS LES TROIS SEXES :

chez les mâles, les c.p. sont très petits et leurs calices grossièrement involués. Chez la femelle les c.p. sont de grandeur moyenne et les c.p. montrent déjà des calices assez bien involués, mais ce n'est que chez les ouvrières que ces organes se présentent au maximum de leur développement. Dessiné d'après des coupes microscopiques originales faites du cerveau du « *Lasius umbratus* Nyl. » des trois sexes.

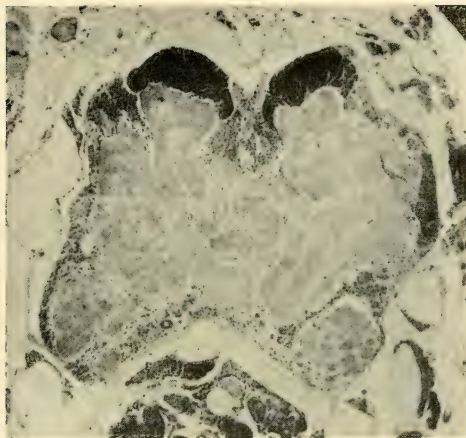


Fig. 3

GANGLION CÉRÉBRAL
DE LA
GRANDE SAUTERELLE
VERTE
(*Locusta viridissima* L.)

On voit que chez ces orthop-
tères les corps pédonculés
sont restés au stade de calotte
et qu'il n'y a qu'un corps
pédonculé à chaque côté.
(Microphotogramme).

Fig. 4

COUPE FRONTALE
FRONTO-TRANSVERSALE PAR LE
GANGLION SOUS-ŒSOPHAGÉEN
DE *LOCUSTA VIRIDISSIMA*
(Microphotogramme)

On reconnaît tout de suite, à la base, le
développement énorme du noyau mandibu-
laire de cet insecte vorace.



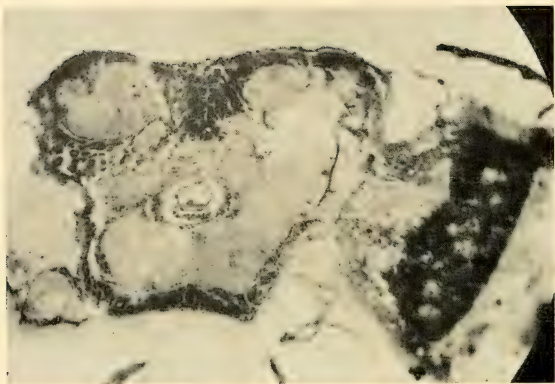


Fig. 5

COUPE FRONTO-TRANSVERSALE DE LA PARTIE OCCIPITALE
DU GANGLION CÉRÉBRAL D'UN LÉPIDOPTÈRE
(*Macroglossa stellatarum*).

Chez ces insectes les corps pédonculés sont refoulés à l'extrémité occipitale et basale du lobe protocérébral. Comme chez les orthoptères il n'existe qu'un c.p. de chaque côté qui nous montre en outre une faible trace d'involution (à gauche). Au milieu entre les deux c.p. : le grand noyau moteur de Haller. En bas : le ganglion sous-œsophagéen. (Microphotogramme).

coupes d'avant en arrière, on les trouve à la fin sous forme d'un très petit collicule de chaque côté qui permet de reconnaître un commencement d'involution.

Chez les *Hémiptères*, les *Diptères*, les *Coléoptères*, les *Neuroptères*, et les *Odonates* (libellules), le développement des corps pédonculés est encore plus arriéré que chez la plupart des Lépidoptères. Vous vous en rendrez compte en regardant le cerveau d'une grande mouche, par exemple, de la *Sarcophaga carnaria* (fig. 6). Comme dans le cerveau de la *Macroglossa*, les corps de *Dujardin* y semblent faire complètement défaut. En réalité ils ont été refoulés à l'extrémité occipitale du cerveau par le développement énorme des lobes optiques (fig. 7).

Là ils forment un très petit *globule* seulement qui ne s'élève presque pas au-dessus du niveau dorsal du ganglion et qui ne montre aucune trace d'involution, c'est-à-dire de formation d'une circonvolution.

En résumé, on peut donc dire que parmi les insectes *les corps pédonculés atteignent leur maximum chez les Hyménoptères sociaux* où ils forment deux véritables circonvolutions de chaque côté du ganglion cérébral. Chez les *Orthoptères* leur développement s'est généralement arrêté au *stade de formation d'une simple calotte*, tandis que chez les *insectes inférieurs* il est resté au *stade globulaire* primitif comme on le voit encore chez les Myriapodes.

Nous constatons donc à travers la classe des insectes un développement phylogénétique de ces organes tout à fait analogue à celui qu'on trouve dans le règne des Vertébrés. Naturellement il s'agit dans ce développement d'un *phénomène de convergence* seulement et non pas d'une homologie dans le sens anatomique.

En 1923 j'avais tâché aussi d'exprimer si possible ce développement phylogénique par des chiffres exacts. A cet effet une observation du savant roumain *Jonescou* (1909) nous a donné le point de départ. *Jonescou* avait démontré que dans le cerveau des insectes il existe des *parties plus ou moins invariables* d'une part, et des *parties variables* d'autre part. Au premier genre appartiennent par exemple les lobes optiques, les lobes olfactifs et les corps pédonculés, tandis que *le tronc du ganglion cérébral*, étant la partie la plus archaïque et par conséquent la plus conservatrice, présente dans toutes les familles et même dans tous les ordres des insectes à peu près la même structure primordiale. J'ai donc procédé comme suit : Dans une série de coupes frontales à travers le ganglion cérébral d'un insecte, on cherchera d'abord la coupe transversale dans laquelle ce tronc cérébral a atteint le maximum de sa surface virtuelle. On projette alors cette partie du cerveau au moyen d'un oculaire à dessiner sur un papier à millimètres carrés, et on marque les contours de cette formation sur ce papier. Ensuite on cherche dans la même série la coupe où les différentes parties variables, par exemple les corps pédonculés, ont atteint la plus grande étendue, puis la coupe où ceci est le cas pour les lobes olfactifs, les lobes optiques, etc. Il va sans

*Les pourcents maxima des parties variables du cerveau
de différents insectes*

par rapport à l'étendue maxima du lobe protocérébral constant,
mesuré en millimètres carrés sous un grossissement égal pour toutes les coupes

INSECTES EXAMINÉS	POURCENTS MAXIMA DU TRONC PROTOCÉRÉBRAL			
	Corps pédonculés		Lobe olfactif	Lobe optique
	% des corps péd.	% du tronc protocérébral		
I. — HYMENOPTERA (Formicidae)				
<i>Formica</i> L.				
rufa L., ouvrière	C.p.med. 41,0 C.p.lat. 59,0	118,0	71,0	108,8
rufa L., truncorum Nyl, mâle	C.p.med. 46,0 C.p.lat. 54,0			
<i>Fusca</i> L., ouvrière	C.p.med. 43,0 C.p.lat. 57,0	118,4	78,6	123,6
<i>Lasius</i> Fabr.				
umbratus Nyl., ouvrière	C.p.med. 51,1 C.p.lat. 48,9	119,7	75,8	41,7
umbratus Nyl., femelle	C.p.med. 49,7 C.p.lat. 50,3			
umbratus Nyl., mâle	C.p.med. 50,1 C.p.lat. 49,9	38,8	44,0	110,7
<i>Teleutomyrmex</i> Schneideri Kut.				
femelle	C.p.med. 51,4 C.p.lat. 48,6	71,1	52,1	7,7
II. — ORTHOPTERA				
<i>Locusta</i> Deg. viridissima L.		28,5	26,2	140,5
III. — LEPIDOPTERA				
<i>Macroglossa</i> stellatarum L.		23,3	21,9	295,0
IV. — APHANIPTERA				
<i>Pulex</i> irritans L.		23,7	60,5	—
V. — DIPTERA				
<i>Calliphora</i> vomitoria.		13,1	49,0	287,0



Fig. 6

COUPE FRONTO-TRANSVERSALE DU LOBE
PROTOCÉRÉBRAL D'UNE MOUCHE (*Sarcophaga carnaria*).
(Microphotogramme).

Dans ces coupes les corps pédonculés font complètement défaut. Par contre, les lobes optiques et les yeux complexes sont très bien développés, tandis que les lobes olfactifs sont plutôt petits.



Fig. 7

LE CORPS PÉDONCULÉ
GAUCHE DE LA MOUCHE
CALLIPHORA VOMITORIA.
(Microphotogramme).

Comme chez les lépidoptères, les c.p. sont refoulés à l'extrémité occipito-basale du cerveau à cause du développement énorme du lobe optique. En outre, leur développement s'est arrêté au stade globulaire.

dire qu'il faut dessiner tous ces objets sous le même grossissement linéaire. Finalement on n'a qu'à compter le nombre des millimètres carrés couverts par chacune de ces formations et on pourra établir alors une *relation assez exacte de la grandeur et par conséquent du développement relatif de ces différentes parties par rapport au tronc cérébral*. En d'autres termes: on obtiendra par cette méthode le moyen de pouvoir comparer directement le développement relatif des parties cérébrales en question entre les différentes espèces, familles et même ordres d'insectes.

Ainsi j'ai pu constater (Tableau), par exemple au moyen de cette méthode que chez la *Formica rufa* ouvrière les corps pédonculés couvrent une surface maxima relativement au lobe protocérébral de 118 %, tandis que chez le mâle d'une espèce très voisine (*F. truncorum*) ce pourcentage n'atteint que 64,5 %. Chez le *Lasius umbratus* les indices relatifs se montent à 119,7 % pour l'ouvrière, 86 % pour la femelle et 39 % seulement pour le mâle.

De même chez l'orthoptère *Locusta viridissima* cet indice relatif de la surface maxima des corps pédonculés n'est que de 28,5 %, chez le lépidoptère *Macroglossa* de 23,3 % seulement, tandis que chez le diptère *Calliphora vomitoria* il s'abaisse même jusqu'à 13 % !

Comme vous le voyez, le développement relatif des corps pédonculés correspond dans tous ces cas étroitement à la faculté de chacun de ces insectes de former des réflexes conditionnés et par conséquent de pouvoir s'adapter à des conditions changées de leur monde extérieur, en modifiant le déroulement aveugle, rigide et machinal de leurs instincts héréditaires.

Par ce fait, il devient presque certain que les corps pédonculés de Dujardin remplissent en effet principalement une fonction analogue à celle de l'écorce cérébrale des animaux vertébrés et qu'ils dirigent en outre probablement aussi le déroulement des instincts compliqués, par exemple dans l'orientation lointaine.

Cette théorie (qui a été avancée bien avant moi par un grand nombre d'auteurs comme par exemple Dujardin, A. Forel, Viallanes, Floegel, Dietl, Böttger, Berger, Jonescou, von Alten et surtout Kenyon et Caroline B. Thompson, contre les réserves faites plus récemment par Pietschker, Pandazis et surtout par Hanström et quelques autres) a trouvé récemment un appui inattendu par une belle découverte que mon ami et ancien élève, le Dr H. Kutter, a fait en 1949 à Saas-Fee, Valais supérieur, Suisse. Là, à une altitude de 2 000 mètres, il a eu la chance de trouver une très petite fourmi, longue de 2,4 mm seulement, anergate, c'est-à-dire manquant d'ouvrières, qu'il a nommée *Teleutomyrmex Schneideri* (novum genus et nova species). Ce fut une sensation zoologique, car cette nouvelle espèce s'est avérée être un *parasite social extrême*: après son vol nuptial, la femelle fécondée cherche la rencontre avec une ouvrière de son espèce « esclave » (le *Tetramorium caespitum*). Quand elle en a trouvé une, elle lui offre aussitôt quelques gouttes d'un liquide sécrété par des glandes spéciales, sur des trichomes qui se trouvent aux deux côtés de son thorax (Glosswald). Cette sécrétion paraît

avoir en quelque sorte un effet enivrant sur le *Tetramorium*, car elle est aussitôt léchée avidement par celui-ci, après quoi l'amitié entre les deux fourmis est parfaite, même à ce point que la *Tetramorium* permet au *Teleutomyrmex* femelle de monter sur son dos et de se laisser porter dans le nid *Tetramorium*. Arrivé là, le parasite descend, se met aussitôt à la recherche de la reine du nid et lui monte sur le dos pour ne plus la quitter toute sa vie ! Il peut même arriver qu'une reine « esclave » se trouve ainsi être parasitée par non moins que 8 femelles *Teleutomyrmex* qui y sont accrochées comme les poux sur la peau d'un vertébré. On peut donc parler ici d'une transition à l'*ectoparasitisme*, phénomène unique dans une famille d'insectes si hautement développée comme le sont les fourmis. Figurez-vous, par exemple, Mesdames et Messieurs, qu'on découvrirait un jour une race humaine pygmée qui aurait l'habitude de mener sa vie sur le dos des éléphants !

Le *Teleutomyrmex* montre déjà certaines *adaptations morphologiques* à sa vie d'ectoparasite, à savoir, un abdomen très aplati, voire même concave, à sa face ventrale, de sorte que l'abdomen du parasite peut se coller étroitement contre la surface convexe de sa monture. En outre, ses tibias et ses tarses sont fortement élargis à leurs extrémités distales et enfin ses derniers sont munis de crochets relativement énormes. Pour comprendre cela, il faut savoir que la femelle *Teleutomyrmex* fait preuve d'un véritable *réflexe tonique d'accrochement* qui peut durer plusieurs jours sans s'épuiser.

Il me fut possible d'étudier à fond le *système nerveux central* de cette fourmi bizarre (*). Quant aux *corps pédonculés* (fig 8) j'ai constaté qu'ils sont fortement refoulés latéralement et en arrière et que le corps pédonculé latéral ne montre aucune trace d'involution, tandis que le calix du corps médial ne présente qu'une baie très superficielle et plutôt grossière. C'est à peu près l'état comme on le trouve chez les mâles des fourmis et chez les hyménoptères inférieurs associaux. Enfin, l'index des corps pédonculés du *Teleutomyrmex* par rapport au tronc cérébral dans la coupe maxima monte seulement à 71 %, tandis que chez la fourmi non parasitique il est de 86 %. *Les corps pédonculés de la Teleutomyrmex montrent donc tous les signes d'une réduction secondaire dégénérative qui est sans doute la suite du développement parasitaire de cet insecte depuis la fin de la dernière période glaciaire (Kutter).*

Mais d'autre part, cette fourmi a aussi développé dans ses *centres nerveux* certaines *adaptations secondaires* à la vie *éctoparasitique*, par exemple au *ganglion infraoesophagien*. Dans celui-ci on remarque à la base trois petits lobules contenant des amas de très petites cellules granulaires.

(*) Je dois remercier ici le *Professeur Karl Goesswald*, de l'Université de Würzburg pour son amabilité d'avoir mis à ma disposition ses excellentes séries microscopiques et j'ajoute que *H. Kutter*, le *Docteur Stumper*, de Luxembourg, le *Professeur Goesswald* et moi, nous avons travaillé en team-work pour l'investigation exhaustive de cette merveille zoologique.



Fig. 8

LES CORPS PÉDONCULÉS DU TELEUTOMYRMEX
SCHNEIDERI KUTT. FEMELLE (Microphotogramme).

Les corps pédonculés (à droite) sont extrêmement réduits. Le corps médial montre le type mâle avec un calyx seulement très superficiellement plié, tandis que le corps latéral ne montre aucune involution de tout.

Une formation analogue, mais encore plus nette, se trouve à la base des *ganglions thoraciques* où ces micro-cellules forment une véritable couche épaisse et continue. Au premier abord, je prenais ces cellules pour les cellules motrices, mais à un grossissement plus fort on reconnaît très bien les véritables cellules motrices, relativement grandes et chromatosomes, à leur place ordinaire *au-dessus* de la couche granulaire que je viens de décrire.

J'ajoute qu'une pareille couche granulaire basale *manque absolument aux fourmis normales, c'est-à-dire non ectoparasitiques*. Vous pouvez vous en rendre compte en examinant une coupe longitudinale d'un ganglion thoracique de *Formica*. Il s'agit donc bien là d'une *néoformation* et, à mon avis, *il est fort probable que cet appareil chez Teleutomymex sert à augmenter les électro-potentiels des cellules motrices au service du réflexe tonique d'accrochement* dont nous avons parlé tout à l'heure.

Mais maintenant vous pourriez me demander : « Qu'est-ce que cela prouve pour la thèse à savoir que les corps pédonculés des insectes sont le laboratoire des réflexes conditionnés ? » Je vous répondrai : Vous avez raison. Il nous manque en effet encore la *preuve histologique*. Qu'est-ce que nous dit l'histologie des corps pédonculés ? On sait depuis longtemps que les petites cellules de l'écorce des corps pédonculés n'envoient pas seulement leurs neurites mais aussi leurs dendrites dans les corps semilunaires connus sous le nom de calices et que la substance moléculaire de ces derniers consiste pour une grande partie des fibrilles terminales de ces dendrites (*Kenyon* et autres). *Kenyon* a aussi prouvé que dans ces mêmes calices se terminent aussi les neurites provenant des centres sensoriels, principalement du lobe optique et olfactif. Quant aux *neurites* des microcellules des corps pédonculés, ils entrent presque en totalité dans les pédoncules postérieurs qui s'enfoncent profondément dans le tronc cérébral où ils semblent prendre fin très près de la ligne médiane sans se prolonger du côté opposé ni continuer ailleurs. Il est plutôt curieux que pendant des décades l'on ne se soit pas du tout étonné d'un état de choses tellement bizarre, étant donné que les corps pédonculés ont été désignés par presque tous les savants comme étant les centre psychiques, voir même « intellectuels » des insectes. Comment alors ces centres pourraient-ils transmettre leurs messages innervateurs et mnémiques aux centres moteurs sous-jacents si leurs neurites centrifuges prenaient fin dans une espèce de cul-de-sac à la ligne médiane du tronc cérébral ? La première à s'en étonner était *Caroline B. Thompson*, une élève très douée du fameux entomologiste américain *William Morton Wheeler*. En 1914, elle avait trouvé qu'au moins chez les fourmis (et donc probablement aussi chez les autres insectes) les fibres centrifuges provenant des corps pédonculés ne prennent nullement fin près de la ligne médiane du cerveau, mais que la coupe transversale ne nous montre qu'une apparence trompeuse. En réalité ces fibres, près de la ligne médiane ne font que changer de direction, c'est-à-dire elles décrivent un crochet en angle droit pour se diriger ensuite vers la partie occipitale du

lobe protocérébral. Dans leur parcours ultérieur elles forment deux faisceaux assez gros de chaque côté de la ligne médiane, faisceaux que déjà *Viallanes* avait très bien vus et décrits sous le nom de « *tubercules centraux* ». Par plusieurs auteurs comme, par exemple, *v. Alten*, *Jonescou*, *Deegener*, et même *Kenyon*, ils ont été pris pour les continuations centrales des nerfs ocellaires et par conséquent désignés du nom de « *glomerules ocellaires* ». Comme nous l'avons vu, aussi cette erreur fut corrigée par *Thompson*. Elle croyait aussi pouvoir affirmer que les globules centraux se terminent dans le corps central de *Viallanes*, la grande commissure intracérébrale présente chez tous les insectes.

Or, par l'observation de deux séries de coupes frontales (fig. 9) légèrement asymétriques que j'ai faites à travers le cerveau de la *Formica fusca* ouvrière, j'ai pu entièrement confirmer les constatations de *Thompson* que ces globules centraux de *Viallanes* n'ont rien à voir avec les nerfs ocellaires, mais qu'ils ne sont en effet rien d'autre que la continuation occipitale des pédoncules postérieurs des corps pédonculés (1). Par contre, je ne pouvais pas me convaincre que ces faisceaux s'épuisent principalement dans la commissure du corps central comme *Thompson* l'avait prétendu. De mes préparations j'avais plutôt gagné l'impression certaine que le faisceau dorsal des pédoncules garde son individualité jusqu'au delà du corps central, car on le trouve toujours à la même place — même dans les coupes plus occipitales où cette grande commissure s'est déjà épuisée. Seulement là on voit entrer ces fibres (fig. 9 d) — du moins une grande partie d'elles — dans la « *commissure dorsale* », décrite par *Viallanes* sous le nom de « *pont intercébral* ». Or, on sait depuis les recherches de *Kenyon* et de *Jonescou* que cette commissure dorsale est essentiellement formée par les dendrites des grandes cellules de la région intercébrale, connue sous le nom du noyau intercébral de *Haller*. Là encore il est plutôt étrange que les auteurs précédents ne se soient pas mieux occupés de ce grand noyau moteur. Même dans le standard work de *B. Hanström*, paru en 1928, ce noyau, pourtant très remarquable et imposant, est à peine mentionné. Et cependant on sait que ce noyau envoie ses axones dans le grand connectif ventral, c'est-à-dire dans le ganglion subœsophagéen et plus loin dans la chaîne ganglionnaire ventrale et que ces faisceaux ont à peu près la même fonction que la voie pyramidale des animaux vertébrés ! Un entrecroisement de ces fibres, analogue à la décrossation des faisceaux pyramidaux des mammifères, dont l'existence a été prétendue par *Steiner* et d'autres, n'a cependant pas pu être confirmé par les investigations ultérieures. Aussi fut-il réfuté par des expériences physiologiques de *Bethe* et de *Loeb* et contesté pour des raisons physiologiques aussi par *Deemor*.

Quant au faisceau ventral des pédoncules protocérébraux, il s'enfonce selon *Thompson* dans la partie ventrale du tronc cérébral pour s'y épuiser peu à peu. Je peux confirmer aussi cette constatation de *M^{me} Thompson*. Il est fort probable que ce faisceau ventral des corps pédonculés se termine principalement dans le noyau

moteur du lobe olfactif du côté opposé, situé dans la partie médio-dorsale de ce lobe, et qu'il transmet à ce noyau des impulsions d'ordre réflexe conditionné venant des corps pédonculés.

Mais retournons encore un moment au noyau intercérébral. Les faits décrits parlent — à mon avis — singulièrement pour la théorie que ce grand noyau moteur du lobe protocérébral reçoit encore, à côté de son innervation réflexe inconditionnée directe par les grands centres sensoriels des lobes optiques et olfactifs, des impulsions réflexes conditionnées de la part des corps pédonculés.

Mais jusqu'ici nous nous trouvons toujours encore sur le terrain des hypothèses. Cependant, en 1925, deux ans après ma première publication sur le cerveau des insectes, j'eus la chance inouïe de pouvoir étudier ces problèmes encore du point de vue *anatomo-pathologique*. Ce fut la preuve finale décisive qui m'avait manqué jusqu'alors. Un jour je reçus de mon collègue, le myrmécologiste renommé docteur *Stäger*, de Berne, dans un tube à l'alcool une fourmi ouvrière de l'espèce *Formica pratensis*. Cet envoi était accompagné d'une véritable *histoire de maladie* qui remplissait non moins que cinq pages ! Dans un nid artificiel en plâtre où il gardait une petite colonie de *F. pratensis*, le docteur *Stäger* avait observé une fourmi qui ne restait pas avec ses camarades mais se tenait seule en *tournoyant* sans cesse, en décrivant de petits *cercles de gauche à droite*. Elle n'était plus capable de marcher droit devant elle. Quand elle rencontrait une de ses camarades, elle ne semblait plus la reconnaître comme amie, car elle l'attaquait furieusement, faisant même usage de son poison. De temps en temps elle était arrêtée et fixée sur place par plusieurs de ses camarades qui la tenaient par les pattes et même par les antennes. Aussitôt relâchée, elle reprenait son tournoiement incessant presque sans prendre de nourriture. *Stäger* avait aussi pu observer qu'elle boîtait un peu du pied droit antérieur qui semblait être un peu parétique et qu'elle n'était plus capable de tâter le terrain et les objets avec ses antennes, mais qu'elle tenait ces organes rigidement étendus devant elle, et enfin que l'antenne droite était aussi un peu parétique. A la fin cette antenne était absolument paralysée. Au sixième jour de l'observation *Stäger* avait tué l'animal malade et me l'avait envoyé pour l'investigation microscopique. Vers la fin de sa vie cette fourmi paraît avoir vomie une masse blanche qui restait collée devant sa bouche. Le docteur *Stäger* fit le *diagnostic médical* d'un « *processus cérébral destructif à localisation unilatérale* ».

En effet, en coupant le cerveau de cette fourmi inclus dans un bloc de paraffine, sur lequel j'avais soigneusement marqué les côtés gauche et droit de la tête, on pouvait voir déjà sur la coupe non colorée que dans la partie postérieure (occipitale) du cerveau les corps pédonculés gauches n'étaient plus reconnaissables mais qu'ils semblaient être remplacés par une épaisse masse blanche sans aucune structure, tandis qu'à droite sur la même coupe on pouvait parfaitement discerner la structure caractéristique de cet organe, à

savoir les deux corps semilunaires avec leurs courbes élégantes et profondément involuées à la base. Dans les coupes colorées par l'hématoxyline et l'éosine la masse blanche à gauche était malheureusement partie, mais on pouvait quand même reconnaître à la surface ventrale à laquelle cette masse avait collé, encore des amas de très petites cellules ressemblant à des gliocytes. Des corps pédonculés il n'y avait plus trace à gauche. Ils semblaient être complètement détruits et substitués par cette masse qui rappelait absolument la structure d'une *tumeur cérébrale*. Mon maître, le professeur *v. Monakow*, à qui je montrais cette préparation, confirmait mon impression et croyait qu'il s'agissait probablement d'un glioma cérébral. Ce serait donc pour la première fois — à ma connaissance — qu'on aurait trouvé une *tumeur cérébrale* dans le cerveau d'un animal invertébré.

L'investigation histologique (fig. 9) montrait en outre ce qui suit : Le segment médial du lobe optique gauche montre une dégénération secondaire marquée et c'est aussi le cas pour les parties dorso-latérales du tronc cérébral gauche. *Le grand noyau central moteur gauche a disparu*, tandis qu'à droite on le reconnaît très bien dans la ligne paramédiane, ainsi qu'au-dessous de toute l'étendue de la partie occipitale des corps pédonculés droits, qui eux aussi sont absolument intacts. Mais la constatation la plus intéressante concerne une *dégénération secondaire complète des glomérules centraux gauches*. Ils sont fortement rétrécis et parsemés de petites lacunes. Par contre, les glomérules du côté droit présentent un *aspect tout à fait normal*. Mais il y a mieux : en observant la coupe suivante (figure 10) par un grossissement de 300 diamètres, on se rend très bien compte que la *moitié droite du pont de Viallanes*, dont le commencement est justement visible dans cette coupe, *est elle aussi visiblement rétrécie*, c'est-à-dire qu'elle montre également une *dégénération lacunaire partielle*, tandis que la moitié gauche du pont de Viallanes, quoique située immédiatement au-dessous de la tumeur, présente un aspect absolument normal. On peut donc constater qu'il existe un *entrecroisement au moins partiel*, de sorte que les fibres dégénérées du glomérule central dorsal gauche traversent la ligne médiane pour se rendre dans la partie droite du pont de Viallanes, et vice-versa, que les fibres intactes du glomérule dorsal droit croisent dans la direction de la moitié gauche du pont central.

Je crois qu'on pourra sans grand risque d'erreur conclure de cette observation histologique que *le pédoncule dorsal postérieur des corps pédonculés envoie la plupart de ses axones dans la moitié croisée du pont de Viallanes et que par conséquent la connexion des corps pédonculés avec la couche du noyau central moteur de Haller est, du moins en partie, croisée*.

Il nous reste encore la tâche de confronter les symptômes que cette fourmi malade avait montrés pendant « l'observation clinique » avec les altérations anatomo-pathologiques que nous avons constatées dans son cerveau.

En premier lieu il s'agit d'expliquer *le tournoiement à droite*. Déjà en 1831 *Treviranus* avait observé que les animaux articulés

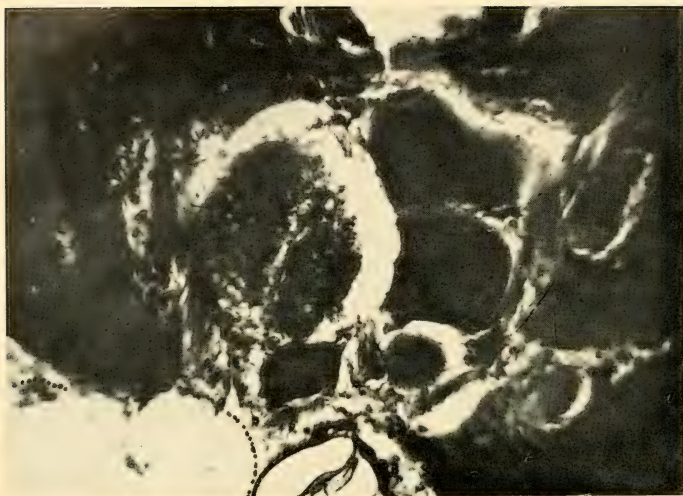


Fig. 10

MICROPHOTOGRAMME DE LA RÉGION CENTRALE DU LOBE
 PROTOCÉRÉBRAL D'UNE OUVRIÈRE DE FORMICA RUFA QUI
 AVAIT SOUFFERT D'UNE TUMEUR CÉRÉBRALE.

Au milieu on voit les quatre globules centraux de Viallanes. Du côté de la tumeur ces globules montrent une dégénération secondaire de forme lacunaire extrême, tandis que le côté opposé présente un aspect tout à fait normal. Par contre, dans le pont dorsal de Viallanes qui entre justement en vue, on voit une dégénération lacunaire partielle à droite, tandis qu'à gauche le pont montre l'aspect normal, quoiqu'il soit situé immédiatement au-dessous de la tumeur. Il y a donc au moins un entrecroisement partiel des globules dorsaux qui ne sont autres que les continuations des pédoncules des c.p.

(crustacés, insectes, etc.), après hémisection du grand connectif entre les ganglions supra — et infraoesophagéens, montrent toujours ce *mouvement circulaire vers le côté resté intact*. Ce fait fut confirmé plus tard par un grand nombre d'auteurs (*Yersin, Fauré, Claude Bernard, Dietl, Steiner, Dubois, Bethe* et *Jawlowski* et autres chez les insectes, et par *Vulpian, Lemoine, Young, Ward, Petit, Steiner, Bethe, Læb* et autres chez les crustacés). *Bethe*, ainsi que *Læb* y ont ajouté l'observation qu'après cette opération, mais aussi *par suite de la destruction d'une moitié du cerveau, la tonicité est changée dans les jambes du côté opéré* dans ce sens que *la tonicité augmente dans les fléchisseurs*, tandis qu'elle *diminue* visiblement *dans les extenseurs*. Par contre, il n'y a jamais de paralysie. Il s'agit donc seulement d'une distribution fautive du tonus parmi les agonistes et les antagonistes, dans le sens d'un *abolissement de l'inhibition réciproque dans les centres moteurs de la chaîne ganglionnaire du corps*. Il est évident qu'un trouble pareil doit mener à un trouble de la marche dans le sens d'un tournoiement vers le côté intact par rapport au ganglion supra-oesophagéen. Car, à cause du spasme de leurs fléchisseurs, les jambes du côté malade décriront continuellement des excursions trop petites, tandis que les jambes de l'autre côté, ayant gardé leur tonicité normale (donc les jambes du côté droit) s'allongent davantage et font des excursions plus amples. Le résultat sera que le corps de l'insecte doit forcément décrire continuellement des courbes vers le côté sain. Chez notre fourmi c'était le côté droit.

Il est facile de deviner que la cause de ce trouble ne peut être autre que *la destruction complète du noyau intercérébral de Haller dans la moitié gauche du cerveau*. On comprend cela encore mieux en regardant une *esquisse schématique* des connexions neuroniques dans l'intérieur du cerveau de la fourmi. Car à ce que nous venons de dire, il s'ajoute encore d'autres suites lointaines que nous avons constatées chez cette fourmi. En effet, nous avons vu que, par la destruction complète des corps pédonculés du côté gauche, le *centre moteur cérébral du côté droit, quoique resté absolument intact, fut complètement privé de l'influence inhibitrice des corps pédonculés gauches*. Comme nous le savons maintenant, cette *influence inhibitrice mnémique, c'est-à-dire de nature réflexe conditionnée*, lui fut transmise par le glomérule dorsal gauche, dont les fibres croisent pour une grande partie vers la moitié droite du pont de *Viallanes*, où ses fibres terminales communiquent avec les dendrites des cellules motrices de *Haller*.

Par ce fait, le centre moteur droit était dorénavant livré complètement à la merci des grands centres sensoriels du côté droit. Ne recevant plus les impulsions mnémiques inhibitrices, il était devenu autonome, c'est-à-dire qu'il était abandonné uniquement au service des réflexes *inconditionnés* provenant des centres sensoriels droits.

Le même mécanisme défectueux peut, à mon avis, être rendu responsable aussi de *l'apraxie des antennes* observée par le docteur *Stäger*, avec la différence pourtant que cette *apraxie des mouvements*

antennaires concerne aussi l'antenne droite, qui même devenait paralytique à la fin, paralysie survenue peut-être par la pression que la tumeur avait exercée dans la direction du noyau moteur du lobe antennal droit.

Enfin, *les troubles psychiques* sont, eux aussi, faciles à expliquer par le dérèglement des fonctions mnémiques, survenu par suite de la destruction des deux circonvolutions gauches du cerveau. Mais il faut y introduire encore un autre facteur d'ordre réflexe conditionné. C'est le facteur que *C. v. Monakow* avait jadis introduit dans la physiologie cérébrale et qu'il avait très justement nommé la « *diaschisis commissurale* », pour expliquer comment il se fait que, par une lésion unilatérale, une fonction tellement universelle et diffuse comme le sont les réflexes conditionnés du comportement instinctuel et individuel, peut subir des troubles sérieux, allant même jusqu'à son abolissement complet.

Le temps ne permet plus de nous arrêter encore à cette question aussi difficile que fascinante. J'espère cependant que j'ai réussi à vous convaincre par cette conférence de *l'utilité, pour ne pas dire de la nécessité des études anatomiques et même anatomo-pathologiques pour la fondation et l'amplification ultérieure de la théorie du comportement des animaux*. Si, à cet effet, nous avons choisi les fourmis et la structure miraculeuse de leur cerveau si extrêmement petit, nous avons profité de la chance de pouvoir aborder ces problèmes sur une échelle bien moins compliquée et par conséquent bien plus facile à comprendre que celle des animaux vertébrés et surtout de l'être le plus différencié mentalement, c'est-à-dire *l'Homme*.

BIBLIOGRAPHIE

- v. ALTEN H., Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns. — *Jenaische Zeitschr. Naturw.* 46, 511, 1910.
- BENEDICENTI A., Recherches histologiques sur le système nerveux central et périphérique du *Bombux mori*. — *Arch. Ital. de Biol.* 24, 1895.
- BERGER E., Untersuchungen über den Bau des Gehirns etc. der Arthropoden. — *Arb. Zool. Inst. Wien et Triest* 1, 1878.
- BERGER E., Nachtrag zu den Untersuchungen. Wien 1879.
- BERNARD CLAUDE, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux. — T. I, 505-515, Paris 1858.
- BETHE ALBR., Vergl. Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. — *Pflügers Archiv.*, Bd. 68, 1897.
- BÖTTGER Q., Das Gehirn eines niederen Insekts (*Lepisma saccharina* L.). — *Jenaische Zeitschr. Naturwissenschaft.* 46, neue Folge 39, S.801, 1910.
- BRUN R., Die psychischen Fähigkeiten der Insekten. — *Mitteil. Entomologica* Zürich, 5, 1920.

- BRUN R., Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne, mit besonderer Berücksichtigung der pilzhutförmigen Körper (Corpora pedunculata Dujardini). — *Schweiz. Arch. Neurol.* Festschr. C. v. Monakow, 1923.
- BRUN R., Ein Fall von Hirntumor bei der Ameise. — *Schweiz. Arch. Neurol.* 16/1, 86, 1925.
- BRUN R., Zur vergl. Anatomie des Insektengehirns. — *Verh. Internat. Entomologenkongress 1925*, Bd. II, 27, Weimar 1926.
- BRUN R., Zur Frage der sog. « Ocellarglomeruli » und der efferenten Verbindungen der pilzhutförmigen Körper (Corp. pedunculata) des Insektengehirns, spez. bei den sozialen Hymenopteren. — *Zool. Anzeiger* 97/5-6, 145. 1932.
- BRUN R., Das Zentralnervensystem von *Teleutomyrmex schneideri* Kutt. — *Mitteilg. Schweiz. Entom. Ges.* 25/2, 1952.
- CUCCATI G., Sulla struttura del ganglio supraesofageo di alcuni Orthotteri. — Bologna 1887.
- CUCCATI G., Ueber die Organisation des Gehirns der *Somomya erythrocephala*. — *Zeitschr.f.wiss.Zool.* Bd. 46, 1888.
- DEGENER P., Das Nervensystem der Insekten. — In: *Schröder*, Handb.d. Entomologie 1/2, 77-139.
- DEMOOR J., Etudes des manifestations motrices des Crustacés au point de vue des fonctions nerveuses. — *Arch. zool. expérim. et gén.* IX, 1891.
- DIETL M.J., Die Organisation des Arthropodengehirns. — *Zeitschr.f.wiss. Zool.* 27, 489, 1876.
- DIETL M.J., Insektennervensystem. — *Berichte natur. med. Verein Innsbruck*, V, 47, 1875.
- DUBOIS R., Application de la méthode graphique à l'étude des modifications imprimées à la marche par des lésions nerveuses expérimentales chez les insectes. — *C.R. soc. de Biologie II*, 1885.
- DUJARDIN F., Mémoire sur le système nerveux des insectes. — *Ann.Sc.nat* 3^e série, T. 14, 1850.
- FAIVRE E., Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion. — *Ann. Sc. nat. zool.* 4. série, T. 8, 1857.
- FLÖGEL J.H., Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. — *Zeitschr.f.wiss.Zool.* 30, Suppl., 556, 1878.
- FOREL A., *Les fourmis de la Suisse*. — *Neue Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges.* 26, 1874.
- FOREL A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. — II. Aufl. München, 1902.
- FOREL A., Le monde social des fourmis. — T. I, 115-118, Genève, 1921.
- GÜSSWALD K., Histologische Untersuchungen an der arbeitlosen Ameise *Teleutomyrmex schneideri* Kutt. — *Mitteilg. Schweiz. Entomol. Ges.* 26/2, 81, 1953.
- HALLER B., Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. *Arch. mikr. anat.* 65, 1905.
- HALLER B., Weitere Beiträge zur Lehre von der Kontinuität des Nervensystems. — *Arch. mikr. anat.* 76, 1910.

- HANSTRÖM B., Untersuchungen über das Gehirn, insbesondere die Schganlien der Crustaceen. — *Arkiv för Zoologi* 16, N° 10.
- HANSTRÖM B., Comparison between the brains of the newly hatched larva and the imago of *Pieris brassicae*. — *Entomologisk Tidskrift* 1925, 43.
- HANSTRÖM B., Das Gehirn und die Sinnesorgane der Aphanipteren. — *Entomologisk Tidskrift*, 154, 1927.
- HANSTRÖM B., Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere, Berlin 1928.
- JANET Ch., Recherches sur l'anatomie des fourmis. — Paris 1900.
- JANET Ch., Anatomie de la tête du *Lasius niger*. — Limoges 1905.
- JAWLOWSKI H., Beitrag zur Kenntnis des Baues der Corpora pedunculata einiger Hymenopteren. — *Arb. Biolog. Institut Warschau et Vergl. Anat. Inst. Jassy*, 137, 1934.
- JONESCU C.N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. — *Jenaische Zeitschr. Naturw.* 45, 111, 1909.
- KENYON F.C., The Brain of the Bee. — *Journ. Comp. Neurol.* 6, 133, 1896.
- KOLBE H.J., Einführung in die Kenntnis der Insekten (Nervensystem : S.404-489). — Berlin 1893.
- KUTTER H., Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise. — 1. *Mitteilg Schweiz. Entomol. Ges.* 23/2, 81-94, 1950.
- LÉMOINE V., Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux de l'écrevisse. — *Ann. Soc. nat.* 5. série, T. 9, 1868.
- LOEB J., Einleitung in die vergleichende Physiologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere. — Leipzig 1899.
- v. MONAKOW C., Aphasie und Diaschisis. — *Verh. Ges. d. Naturf et Aerze.* — p. 207 ff. Stuttgart 1907.
- NEWPORT G., On the structure, relations and development of the nervous system... in the myriapoda. — *Philos transact.* 1843, p. 243.
- NEWTON, E.T., On the brain of the Cockroach, *Blatta orientalis*. — *Quart. Journ. micr. Sc.* new ser. Vol. 19, 340, 1879.
- PACKARD A.S., The brain of the Locust. — 2 d. *report of the USA Entom. Commiss.* p. 223, 1880.
- PANDAZIS G., Ueber die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei biologisch verschiedenen Ameisenarten. — *Z. Morphol. et Oekologie d. Tiere* 18, 133, 1930.
- PETIT, Effets de la lésion des ganglions sous-œsophagéens chez le crabe. — C.R. Académie de Paris 107, 1888.
- RABL-RÜCKARDT, Studien über Insektengehirne. — *Arch. Anatomie et Physiol.* 1875, p. 480.
- SAINT-RÉMY, Sur la structure du cerveau chez les Myriapodes et les Arachnoides. — *Rev. biolog. du nord de la France* I, 281, 1889 et II, 41.
- STEINER J., Die Funktionen des Centralnervensystems. III, wirbellose Tiere — *Braunschweig* 1898.

- STUMPER R., *Teleutomyrmex Schneideri* Kutt. II. Mitt. : Ueber die Lebensweise der neuen Schmarotzerrameise. — *Mitt. Schweiz. Entomol. Gesellsch.* 24/2, 1951.
- THOMPSON, CAROLINE B., A comparative study of the brains of three genera of Ants, with spezial reference to the mushroom bodies. — *Journ. of comparative Neurology* 23, 1913, p. 515.
- THOMPSON, CAROLINE B., The posterior roots of the mushroom bodies in the worker of *Bombus* sp. — *Journ. compar. Neurology* 24, 283, 1914.
- THOMPSON, CAROLINE B., The brain of the white Ant. — *Journ. comparat. Neurol.* 26, 553, 1916.
- TRÉVIRANUS G.R., *Das organische Leben* II/1, 192, Bremen 1832.
- VIALLANES H., Le ganglion optique de la libellule (*Aeschna maculatissima*). — *Ann. sc. nat. Zool.* 6. sér. T. 18, 1884.
- VIALLANES H., La structure du cerveau des Hyménoptères. — *Bull. Soc. Philomath.* Paris 7. sér., T. 10, 1886.
- VIALLANES H., La structure du cerveau des Orthoptères. — *Bull. Soc. Philomath.* Paris 7. sér. T. 11, 1886.
- VIALLANES H., Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux etc. des animaux articulés. — *Ann. Soc. Zool.* 7. sér. T. 4, 1887.
- VIALLANES H., Le cerveau de la Guêpe (*Vespa crabro* et *vulgaris*). — *Annales Sc. Nat. Zool.* 7. sér. T. 2, 1887.
- VIALLANES H., Sur la morphologie comparée du cerveau des insectes et des crustacés. — *C.R. Acad. de Paris* T. 104, 1887.
- VULPIAN A., Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux. — Paris 1866.
- WARD J., Some notes on the physiology of the nervous system of the fresh-water Crayfish (*Astacus fluviatilis*). — *Journ. of Physiol.* II, 1879.
- WHEELER W.M., *Ants*, New York 1910.
- YERSIN A., Recherches sur la structure et les fonctions du système nerveux dans les animaux articulés. — *Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat.* V, 57, 1856.
- YERSIN A., Sur la neurophysiologie du Grillon. — *C.R. Soc. Sc. nat. Lausanne*, 1881.
- YERSIN A., Mémoire sur la physiologie du système nerveux dans le Grillon champêtre. — *C.R. Acad. Sc. Paris* T. 54, 1862.
-

ANALYSE EXPÉRIMENTALE

DU PHOTOTROPISME DE LA DROSOPHILE SAUVAGE

par Jean MÉDIONI,
Faculté des Sciences de Strasbourg.
Laboratoire de Psychologie animale

Parmi les nombreux travaux déjà publiés depuis 1905 sur le phototropisme de *Drosophila melanogaster*, rares sont ceux qui concernent l'analyse causale de ce comportement. La plupart sont dus soit à des physiologistes directement intéressés par différents problèmes de la photoréception chez les Insectes (1), soit à des généticiens. Ces derniers ont tenté de faire l'étude comparée des réactions phototropiques chez les Drosophiles sauvages et chez divers mutants ne différant des individus normales que par un ou plusieurs caractères mendéliens, oculaires ou alaires (2). Or des recherches entreprises dans ce sens n'ont guère de chances d'aboutir, aussi longtemps que l'on ne connaîtra pas à fond les différents aspects du comportement phototropique, qui — comme Viaud l'a montré dès 1938 — est une conduite complexe s'expliquant à l'aide de plusieurs facteurs de comportement. Pour découvrir ces facteurs, il faut étudier la « cinétique » du comportement phototropique (3), c'est-à-dire les variations de la vitesse, la durée, la direction, la précision... des déplacements des animaux, en fonction des variations systématiques du stimulus lumineux. Tel était le but des expériences que nous allons relater.

L'étude expérimentale du phototropisme des animaux comporte deux aspects principaux : 1° l'orientation axiale des animaux par rapport à la direction des rayons lumineux, ou *phototaxie*, pour reprendre la terminologie de Fraenkel et Gunn (4).

2° L'intensité des réaction phototropiques ou *photocinèse*.

Nous avons appliqué à la Drosophile deux techniques expérimentales correspondant à ces deux points de vue.

L'appareillage employé pour l'étude des réactions d'orientation axiale est très simple; il se compose essentiellement d'une enceinte de verre présentant la forme d'un parallélépipède-rectangle très aplati ($70 \times 12 \times 0,3$ cm), dont les plus grandes faces sont horizontales. Cette enceinte est traversée, dans le sens de sa longueur, par un faisceau de lumière parallèle exactement diaphragmé aux dimensions de sa section ($12 \times 0,3$ cm). Les trajets des *Drosophiles* dans ce champ lumineux homogène peuvent être suivis et enregistrés à l'aide d'un pantographe dont la pointe se déplace sur la paroi supérieure de l'enceinte de verre, à quelques millimètres au-dessus de la bouche en expérience. La sinuosité des trajets fournit un indice *inverse* de la précision de l'orientation axiale des *Drosophiles*.

Les expériences portant sur la photocinèse ont été conduites à l'aide de l'appareillage déjà employé par Viaud dans ses recherches sur le phototropisme des *Daphnies* et des *Planaires*, et décrit en détail par lui dans un mémoire de 1950 (5). L'organe essentiel de ce dispositif est une cuve de verre cylindrique d'un mètre de long et de 3 centimètres de diamètre, illuminée par un faisceau cylindrique coaxial, de même diamètre, constituant un champ lumineux directionnel sans gradient d'intensité. Ce tube est disposé horizontalement sur un banc d'optique. On y introduit les petits animaux d'expérience par une tubulure latérale, située à égale distance des deux extrémités. Leurs déplacements vers la lumière ou en sens opposé peuvent être considérés comme des réactions phototropiques positives ou négatives. On peut étudier les caractéristiques cinétiques de ces réactions sur un seul individu à la fois, dont on enregistre les déplacements par rapport à la source lumineuse pendant un certain temps, par exemple 40 minutes; ou sur un groupe de 50 individus, par repérage photographique à différents moments de l'expérience, choisis et fixés à l'avance. Dans ce dernier cas, le calcul du « centre de gravité statistique » (6) du groupe indique sa position moyenne et les variations de celle-ci dans le temps.

Toutes nos expériences ont été conduites en chambre noire, à la température de $24,5 \pm 0,5^\circ$ C, sur des *Drosophiles* mâles de la souche sauvage homozygote « Champetières », âgées de 6 à 8 jours et préalablement adaptées à l'obscurité pendant 30 minutes au moins.

Résultats des expériences d'orientation

1° Les *Drosophiles* sauvages s'orientent « télotactiquement » au cours d'expériences comportant deux faisceaux lumineux cylindriques d'égale intensité se coupant à angle droit. C'est-à-dire que ces animaux ne se conforment pas à la règle des résultantes, mais se dirigent vers l'une des deux lumières expérimentales. Ce fait s'accorde bien avec ce que l'on sait déjà sur la haute différenciation morphologique des yeux composés des *Drosophiles* (7) et sur leur acuité visuelle (8).

2° Dans un unique faisceau de lumière parallèle, la précision de l'orientation axiale dépend beaucoup du mode d'introduction des *Drosophiles* dans le premier des deux appareillages décrits plus haut :

Cette précision est extrême pour toutes les lumières employées (blanches ou monochromatiques), si les mouches sont soumises, lors de leur introduction dans l'appareil, à des chocs mécaniques notables appliqués au récipient qui les contient. De plus, dans ce cas, 90 % des mouches environ réagissent positivement à la lumière expérimentale.

Mais les phénomènes sont tout différents quand on évite toute stimulation mécanique. Dans ce cas, une proportion notable des animaux se montrent photonégatifs au début de l'expérience. Et surtout, les trajets des *Drosophiles* vers la lumière sont beaucoup plus sinueux, au moins dans certaines conditions d'éclairement.

Cette action *sensibilisatrice* des stimuli mécaniques, Carpenter (9) l'avait déjà signalée en 1905, tant pour le phototropisme que pour le géotropisme de *Drosophila ampelophila*.

3° En ce qui concerne la précision de l'orientation phototrope, les résultats les plus discriminatifs sont obtenus en l'absence de toute sensibilisation mécanique, à l'aide de lumières expérimentales monochromatiques, toutes d'égale énergie, mais de longueur d'onde variable. Dans les limites du spectre visible, la précision de l'orientation axiale passe par un maximum dans le vert, entre 520 et 550 m μ (fig. 1). Or l'on sait que chez les insectes — et en particulier chez les Diptères (10) — la précision de l'orientation axiale est étroitement liée à l'intégrité des deux yeux composés. On peut donc conclure que la courbe de la figure 1 représente approximativement les variations de la sensibilité spectrale des yeux composés de la *Drosophile*. Le maximum de cette sensibilité est voisin de 540 m μ .

Résultats concernant la photocinèse

1° Le plus immédiatement frappant de ces résultats concerne le caractère *polyphasique* du phototropisme de la *Drosophile* dans toutes les lumières, blanches ou colorées, moyennement ou fortement excitantes. La *Drosophile* n'est donc pas un insecte photopositif de façon permanente en toutes circonstances, mais présente des phases alternantes de phototropisme positif et négatif. A cet égard, les *Drosophiles* sont très comparables aux *Daphnies* et aux *Planaires* étudiées par Viaud (5).

2° L'alternance des phases positives et négatives du phototropisme semble d'ailleurs s'expliquer chez les *Drosophiles* de la même façon que chez les *Daphnies* : les différents individus sont doués d'une « *capacité photopathique* » très variable, c'est-à-dire qu'ils

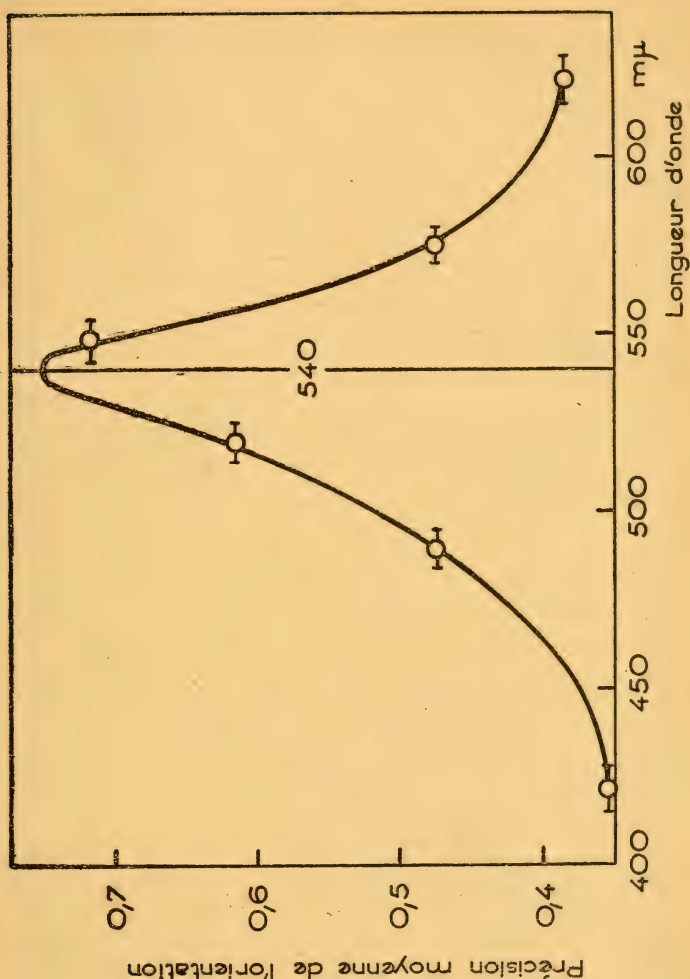


Fig. 1

Variations de la précision moyenne de l'orientation phototropique (ordonnées) en fonction de longueur d'onde des lumières monochromatiques (abscisses) chez la *Drosophile* sauvage. La courbe obtenue traduit également les variations de la sensibilité photique dans les limites du spectre visible. (De part et d'autre de chaque point expérimental est indiquée la largeur de bande — à 50 % — des filtres utilisés).

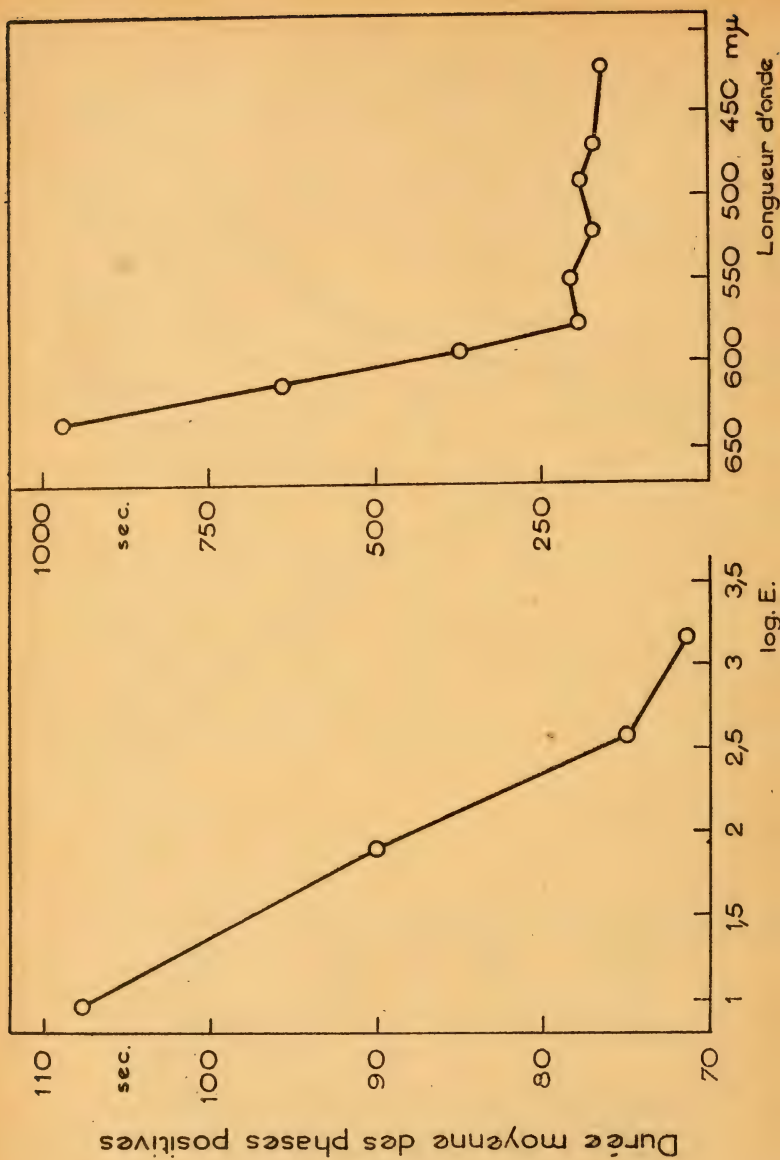


Fig. 2

Variations de la capacité photopathique des *Drosophiles* en fonction du logarithme de l'éclairement en lumière blanche (à gauche) et en fonction de la longueur d'onde de lumières monochromatiques visibles d'égale énergie (à droite).

sont très diversement capables de supporter une intensité lumineuse donnée pendant un temps donné. En outre, la durée moyenne des phases positives, qui mesure cette capacité, est inversement proportionnelle au pouvoir excitant de la lumière. Très généralement, les lumières blanches fortes et les lumières monochromatiques de courte longueur d'onde sont moins bien supportées que les lumières blanches faibles et les lumières monochromatiques de grande longueur d'onde. Le graphique de la figure 2 donne l'expression quantitative de ce résultat général.

3° Cole avait déjà établi, en 1922, que la vitesse de locomotion des *Drosophiles* vers la lumière croît linéairement avec le logarithme de l'intensité de la lumière blanche, conformément à la loi de Weber-Fechner (11). La technique de Viaud nous a permis de vérifier cette relation, entre 10 Lux et 30 000 Lux (figure 3 A). Mais elle vaut seulement pour les vitesses des déplacements positifs. En ce qui concerne les vitesses négatives, nous n'avons pu trouver aucune relation définie entre la grandeur du stimulus et celle de la réponse. Ces faits sont très comparables à ceux qui caractérisent la cinétique du phototropisme des *Daphnies* (Viaud 1938). Ils indiquent que les réactions photopositives et les réactions photonégatives ne sont pas des conduites de même nature. Nous reviendrons sur ce fait important dans notre conclusion.

4° La vitesse de locomotion des *Drosophiles* attirées par des lumières monochromatiques d'égale énergie dépend de deux facteurs physiques principaux : la longueur d'onde des radiations visibles et leur niveau énergétique.

a) Pour des lumières relativement faibles (18 ergs/cm²/sec.) la vitesse maximum s'observe vers 490 mμ. Dans le violet, les mouches sont notablement plus rapides que dans le rouge (figure 3 B).

b) Des données encore peu nombreuses concernant la vitesse en lumière forte (800 ergs/cm²/sec.) semblent indiquer que le maximum de la photocinèse se décale vers les grandes longueurs d'onde quand l'énergie des radiations monochromatiques augmente. Nos résultats ne font d'ailleurs que confirmer, sur ce point, les données obtenues, grâce à des techniques différentes, par Bertholf et par Fingerman et Brown. En présence de tous ces faits, nous pensons pouvoir conclure provisoirement à l'intervention de deux types de photorécepteurs dans la photocinèse. L'œil composé, sensible au maximum aux radiations vertes, joue probablement un rôle prépondérant dans la commande des réactions aux lumières fortes, mais les réponses aux lumières colorées d'énergie plus faible seraient principalement sous la dépendance d'un autre type de photorécepteurs. S'agit-il des ocelles, dont la courbe de sensibilité spectrale n'est pas connue, ou du « sens dermatoptique » si développé chez beaucoup d'invertébrés ? Cette question reste encore entièrement à résoudre par la voie expérimentale.

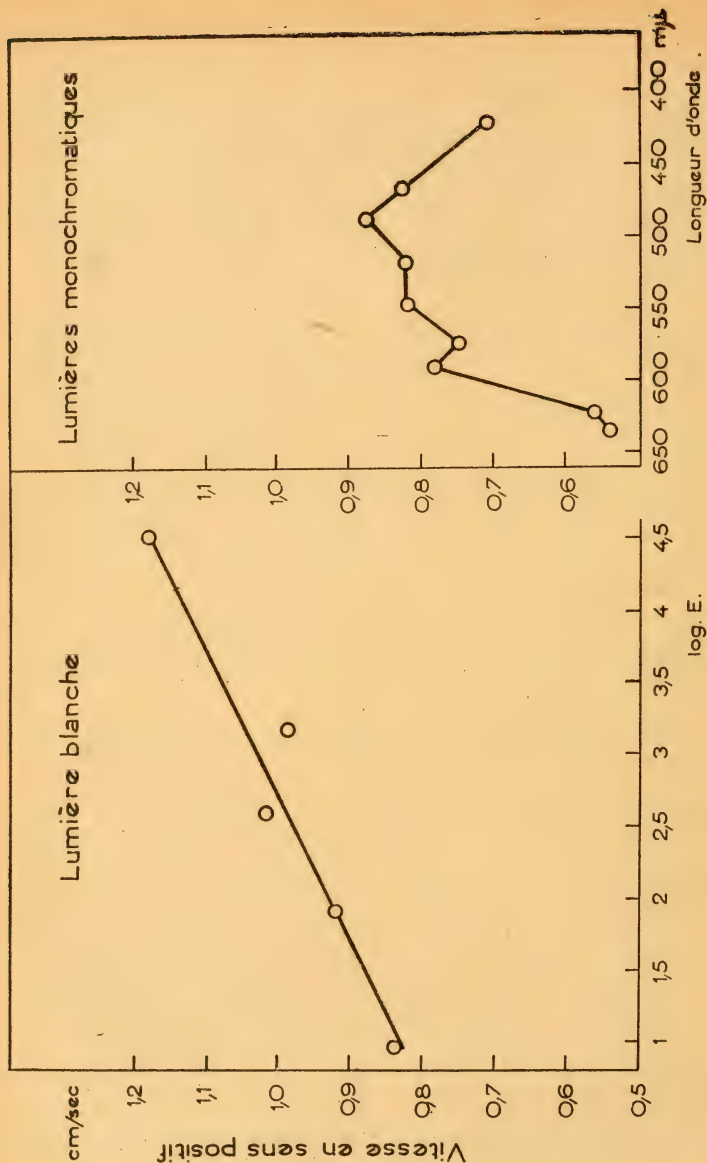


Fig. 3

Variations de la photokinèse positive des *Drosophiles* en fonction du logarithme de l'éclairement en lumière blanche (à gauche) et en fonction de la longueur d'onde des lumières monochromatiques visibles d'égale énergie (à droite).

5° La photo-inhibition, ou ralentissement de l'activité locomotrice sous l'action de la lumière, se rencontre chez beaucoup d'espèces phototropiques. Chez la *Drosophile*, elle s'observe sous une forme assez particulière, car elle n'affecte pas la totalité des animaux mis en expérience, mais seulement une fraction de ceux-ci. Cette fraction est voisine de 30 %, pour toutes les lumières blanches d'intensité supérieure à 80 lux. Au-dessous de 80 lux, on n'observe aucun cas de photo-inhibition. Celle-ci apparaît donc — comme un phénomène s'établissant par Tout-ou-Rien — au-dessus d'un seuil compris entre 10 et 80 lux. Elle se manifeste non seulement par le ralentissement de la locomotion, mais aussi par l'apparition d'arrêts d'une durée de plusieurs minutes, interrompant des trajets de quelques centimètres seulement. La photo-inhibition s'observe aussi en lumière monochromatique, principalement dans des radiations vertes de longueur d'onde comprise entre 520 et 575 m μ . Dans les autres radiations, les cas de photo-inhibition sont exceptionnels. Il semble donc que la photo-inhibition ait pour point de départ des excitations photiques *oculaires*.

Conclusions

Dans son ensemble, le phototropisme alternant de la *Drosophile*, comme celui de la *Daphnie* (étudié par Viaud), peut être décrit comme suit : l'animal photopositif va vers la lumière d'autant plus vite que celle-ci est plus excitante. Il reste photopositif aussi longtemps qu'il peut supporter l'action de la lumière, les lumières les plus intenses ou les plus actiniques étant les moins bien supportées. La phase négative qui s'amorce ensuite n'est caractérisée par aucune relation définie entre la grandeur du stimulus et celle de la réponse. Par suite, on peut fort bien, avec Viaud, la concevoir comme une fuite devant un stimulus devenu insupportable et comme une période de récupération sensorielle précédant une nouvelle phase d'attraction.

Les différences qui existent entre le phototropisme de la *Drosophile* et celui de la *Daphnie* sont relativement minimes et concernent davantage les modalités physiologiques de la photoréception que la cinétique du comportement phototropique. L'analyse pénétrante du phototropisme des *Daphnies*, due à Viaud, semble donc s'appliquer à ces Arthropodes incomparablement plus évolués que sont les *Drosophiles*. Les réactions phototropiques de ces insectes s'expliqueraient donc par le jeu combiné de trois *facteurs de comportement* principaux : le « signe primaire positif » du phototropisme et l'« impulsion photocinétique » rendent compte de l'attraction par la lumière et de la photocinèse positive ; la « capacité photopathique » règle l'alternance des phases positives et négatives successives. Toutefois le phototropisme des *Drosophiles* est plus complexe que celui des *Daphnies*, à cause de l'influence d'autres facteurs, parmi lesquels la *photo-inhibition* joue un rôle important.

Cette étude des réactions de la *Drosophila* à une lumière orientée est encore très incomplète. Néanmoins, nous pensons qu'elle peut servir de point de départ à une analyse génétique de ce comportement.

(Laboratoire de Psychologie Animale
Institut de Zoologie et de Biologie générale.
Université de Strasbourg.)

BIBLIOGRAPHIE

(1) Voir en particulier :

GROSS (A.O.). — The reactions of arthropods to monochromatic lights of equal intensities. — *J. exper. Zool.*, 1913, 14, 467-514.

HAMILTON (W.F.). — A direct method of testing color-vision in lower animals. — *Proc. Nat. Acad. Sc., U.S.A.*, 1922, 350.

BOZLER (E.). — Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirn- und Augen der Insekten. — *Zschr. f. vergl. Physiol.* 1925, 3, 145-182.

BERTHOLF (L.M.). — The extent of the spectrum for *Drosophila* and the distribution of stimulative efficiency in it. — *Zschr. f. vergl. Physiol.*, 1933, 18, 32-64.

FINGERMAN (M.). — The role of the eye-pigments of *Drosophila melanogaster* in photic orientation. — *J. exper. Zool.* 1952, 120, 131-64.

FINGERMAN (M.), BROWN (F.A.Jr). — A Purkinje « shift » in Insect vision — *Science*, 1952, 116, 171-2.

(2) Voir en particulier :

PAYNE (F.). — *Drosophila ampelophila* Læv. bred in the dark for sixty-nine generations. — *Biol. Bulletin*, 1911, 21, 297-301.

Mc EWEN (R.S.). — The reactions to light and to gravity in *Drosophila* and its mutants. — *J. exper. Zool.*, 1918, 25, 49-106.

FARDON (J.C.), CARROLL (M.J.), SULLIVAN (W.A.). — Phototropic response of *Drosophila melanogaster* and its mutants. — *Studies of the Institutum Divi Thomæ*, 1937, 1, 117-35.

SCOTT (J.P.). — Effects of single genes on the behavior of *Drosophila*. — *Amer. Natur.*, 1943, 77, 184-90.

BARIGOZZI (C.), TONISSI (G.). — Ricerche preliminari sul fototropismo dei mutanti di *Drosophila melanogaster* Meig. — *Pontifica Academia Scientiarum, Commentationes*, 1946, 10, 431-59.

(3) VIAUD (G.). — Tropismes et pathies. — *J. Psychol. norm. et pathol.*, 1949, 42, 385-419.

(4) FRAENKEL (G.), GUNN (D.L.). — Orientation of animals. — Oxford 1940.

(5) VIAUD (G.). — Recherches expérimentales sur le phototropisme des Planaires. — *Behaviour*, 1950, 2, 163-216.

(6) VIAUD (G.). — Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies. — Strasbourg-Paris 1938.

(7) JOHANNSEN (O.A.). — Eye structure in normal and eye-mutant *Drosophila*. — *J. Morphol. and Physiol.*, 1924, 39, 337-50.

- (8) HECHT (S.), WALD (G.). — The visual acuity and intensity discrimination of *Drosophila*. — *J. gener. Physiol.*, 1934, 17, 517-47.
 - (9) CARPENTER (F.W.). — The reactions of the pomace-fly (*Drosophila ampe-
lophila*) to light, gravity and mechanical stimulation. — *Amer. Natur.*,
1905, 39, 157-71.
 - (10) MAST (S.O.). — Photic orientation in Insects, with special reference
to the drone-fly *Eristalis tenax* and the robber-fly *Erax rufibarbis*.
J. exper. Zoöl., 1923, 38, 109-205.
 - (11) COLE (W.H.). — Note on the relation between the photic stimulation
and the rate of locomotion in *Drosophila*. — *Science*, 1922, 55, 678-9.
-

LA QUESTION DES SUBSTANCES TERRIFIANTES

E. HEINTZ

*Institut de Zoologie et de Biologie générale,
Laboratoire de Psychologie animale, Strasbourg.*

En 1941, v. Frisch (1) a montré que la peau de poissons, notamment du Vairon (*Phoxinus phoxinus*) agit sur des poissons de la même espèce comme un puissant répulsif et qu'elle contient une substance qu'il a appelée « Schreckstoff » ou substance terrifiante.

Cette substance se trouve dans les tissus intérieurs de la peau, un vairon mort, mais dont la peau est intacte n'exerçant aucune action répulsive sur d'autres vairons. Elle est extrêmement active puisque la diffusion dans un aquarium d'une dilution de 1/10 de g de peau de vairon dans 50 litres d'eau donne encore une action répulsive très nette.

V. Frisch a montré que la substance terrifiante est une substance odorante. Elle ne se rencontre pas seulement chez les vairons, mais chez tous les cyprinidés.

L'action répulsive est assez spécifique. Chez les cyprinidés la peau de vairon agit principalement sur les vairons mais à un degré beaucoup plus faible sur les espèces voisines et d'autant plus faiblement que le degré de parenté zoologique diminue. Cette diminution de l'action peut servir, d'après v. Frisch, pour déterminer les relations de parenté.

En dehors des cyprinidés, il existe aussi des substances terrifiantes chez les characidés et les poecilidés, donc chez des poissons exotiques vivant en groupe. D'autres poissons vivant en groupe comme les salmonidés ou encore comme les perches, vivant en groupe quand elles sont jeunes, ne contiennent cependant pas de substances terrifiantes dans leur peau.

(1) K. v. Frisch. — « Über einem Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung », Z. f. vergl. Physiol. t 29.46.1941.

V. Frisch attribue à la présence d'une substance terrifiante la signification biologique de la valeur d'un signal d'alarme destiné à prévenir une population d'animaux de la présence d'un animal prédateur; la blessure causée par ce dernier à des vairons laissant échapper de la peau une « substance terrifiante ».

A la suite des travaux de v. Frisch, d'autres auteurs ont signalé la présence de substances terrifiantes et répulsives. Kempendorf (2) en 1942, a trouvé que le broyat du Gastéropode *Helisoma nigricans*, et en 1949 et 1950 Eibl-Eibesfeld (3) et Hrbacek (4) que des broyats de têtards du crapaud *Bufo bufo* agissent comme répulsifs sur ces mêmes animaux.

Nous-mêmes (5,6) depuis 1954, avons trouvé le phénomène chez un grand nombre d'animaux; d'abord sur des poissons: *Rhodeus amarus* B, *Lebistes reticulatus* R ♂ et ♀, *Xiphophorus Helleri* H ♂ et ♀, puis sur des insectes: *Drosophila melanogaster* Meig., *Leptinotarsa deccemlineata*, *Apis mellifica*, *Locusta migratoria* L., *Tenebrio molitor*, sur *Tubifex tubifex* L; et enfin sur *Paramoecium caudatum*. Chez tous ces animaux nous avons pu montrer que les broyats agissent comme répulsifs sur des animaux de la même espèce. Par la méthode de G. Viaud (7,8) de la détermination du déplacement du centre de gravité statistique de populations entières, nous avons pu mesurer quantitativement l'action des broyats et avons trouvé que l'action répulsive augmente linéairement avec le logarithme du poids du stimulus employé.

Nous nous sommes aussi occupé de la question de la spécificité des broyats. A cet effet nous avons étudié le comportement d'*Apis mellifica* et de *Formica rufa* en les soumettant à l'influence continue de broyats de natures diverses.

Nous avons fait agir des broyats de guêpes, de doryphores, sur *Apis mellifica* et sur *Formica rufa*, des broyats de *Tenebrio molitor* sur *Apis mellifica* et des broyats d'*Apis mellifica* sur *Formica rufa*.

(2) W. Kempendorf. — Arch. f. Molluskenkunde 74. 1942.

(3) Eibl-Eibesfeld. — « Über das Vorkommen von Streckstoffen bei Erdkröten-quappen » Experientia, t. 5, 236, 1949.

(4) J. Hrbacek. — Experientia, t. 6, 100, 1950.

(5) E. Heintz. — « Actions répulsives exercées sur divers animaux par des substances contenues dans la peau ou le corps d'animaux de même espèce », C. R. Soc. Biol. t. 148, 585, 1954.

(6) E. Heintz. — « Nouvelles actions répulsives exercées par la peau ou le corps de divers animaux sur des animaux de même espèce », C. R. Soc. Biol. t. 148, 717, 1954.

(7) G. Viaud. — « Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies », Publ. Fac. Lettres Univ. Strasbourg 1958.

(8) G. Viaud. — Behaviour t. 2, 163, 1950.

Dans tous ces cas il n'y avait aucun effet mesurable. De même des broyats de peau de bouvière, des broyats d'abeilles, de dorypho-

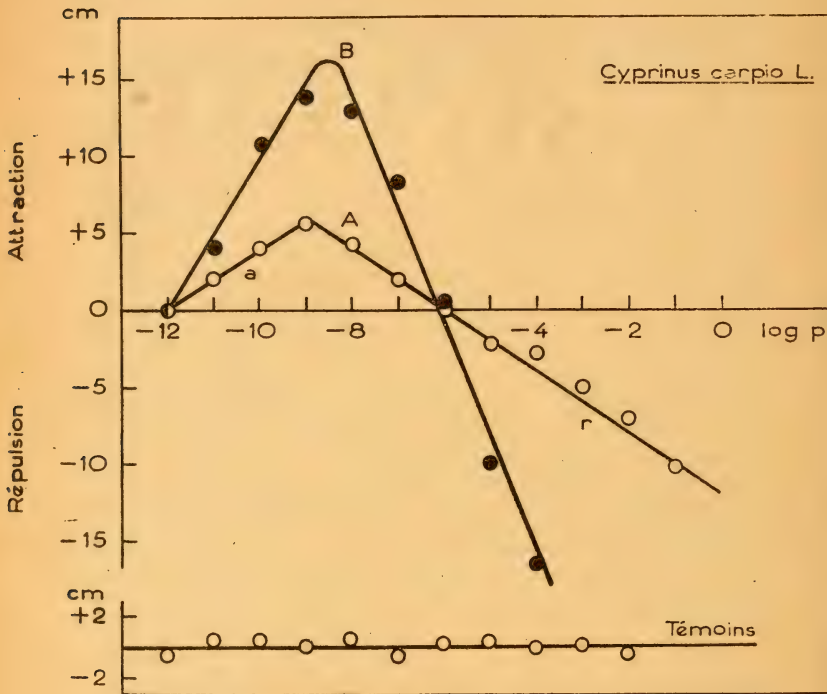


Fig. I

Actions attractives et répulsives de broyats de peau de *Cyprinus carpio L.*
 Attraction : droite a = $+1,90 \log p + 24,0$.
 Répulsion : droite r = $-1,97 \log p + 11,6$.
 Droite du bas : témoins.

res, de fourmis ou de *Tenebrio molitor* n'exerçaient aucune action répulsive sur *Paramaccium caudatum* (9).

Nous avons déjà mentionné que l'étude quantitative de la répul-

(9) E. Heintz. — « Des répulsifs nouveaux : Les « Répulsifs spécifiques ». Expériences sur l'Abeille et le Doryphore ». Phytatrie et Phyto-pharmacie. N° 1, 45.1955.

sion a montré que celle-ci augmente linéairement avec le logarithme du poids du stimulus employé. Pour compléter cette étude nous avons étendu le champ de nos recherches aux très petites quantités de broyats. Nous avons trouvé, dans ces conditions, que les mêmes

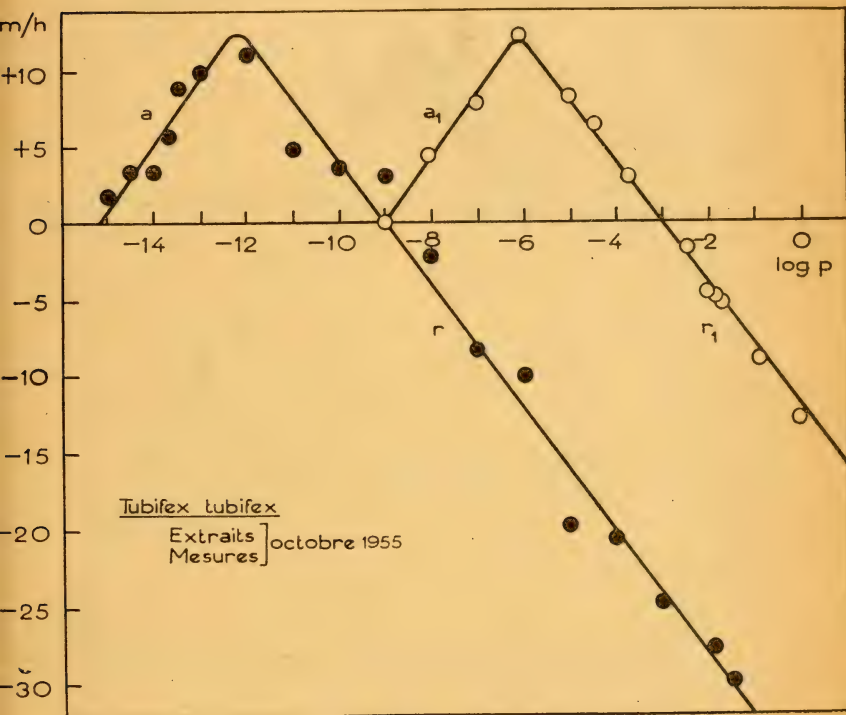


Fig. 2

Actions attractives et répulsives de broyats et d'extraits de *Tubifex tubifex* sur *Tubifex tubifex* ?

Extraits de broyats : Attraction : droite $a = +4,1 \log p + 60,4$.
Répulsion : droite $r = -4,0 \log p - 36,5$.

Broyats : Attraction : droite l (en indice) $a_1 = +4,2 \log p + 38,4$.
Répulsion : droite l (en indice) $r_1 = -4,1 \log p - 12,8$.

substances au lieu d'exercer une répulsion produisent une attraction.

Nous allons décrire des expériences faites sur *Cyprinus carpio*

L. avec des quantités variables de broyats de la peau de ces animaux. Dans un aquarium de $70 \times 10 \times 10$ cm furent placés neuf capillons d'environ 5 cm de longueur. Sur une des parois terminales

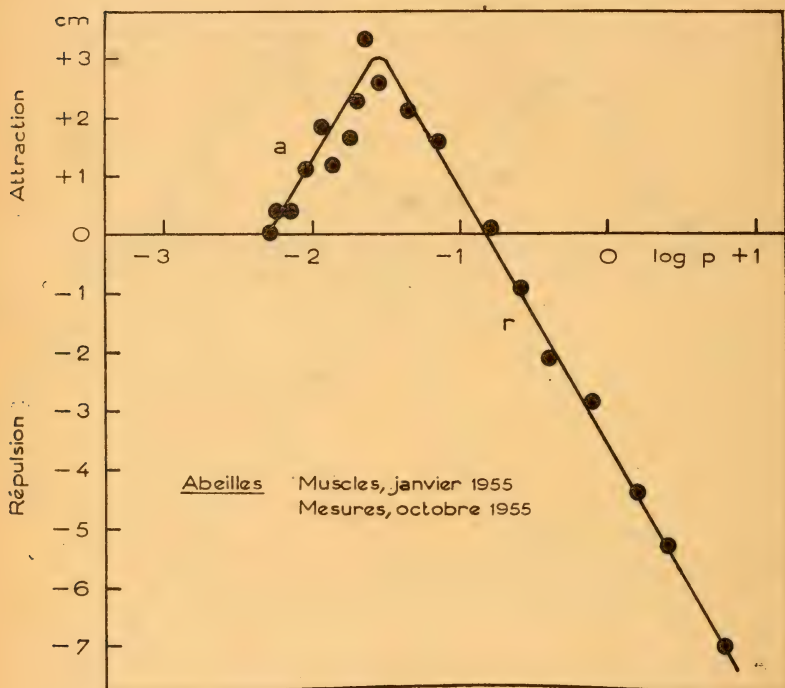


Fig. 3

Actions attractives et répulsives de broyats de muscles d'*Apis mellifica* sur *Apis mellifica*.

Attraction : droite a = $+ 4,2 \log p + 9,5$.

Répulsion : droite r = $- 4,3 \log p - 3,5$.

de l'aquarium fut appliqué chaque fois un papier filtre de 10×10 cm imbibé de 1 cm^3 de solution aqueuse d'une certaine quantité de broyats frais de peau de *Cyprinus carpio*. Sur l'autre paroi termi-

nale de l'aquarium fut appliquée une feuille de papier filtre identique à la précédente, mais non imprégnée de substance, pour rendre les autres conditions expérimentales identiques dans les parties symétriques de l'aquarium.

Lorsque le papier filtre n'est imprégné d'aucun stimulus, les trajectoires qu'effectuent les carpillons dans l'aquarium sont telles que la moyenne des déplacements pendant un temps donné du centre de gravité statistique de tous les animaux se situe au milieu de l'aquarium. Avant chaque mesure avec un broyat, on a contrôlé que le centre de gravité se trouvait « bien » placé (courbe « témoin » sur la figure 1). On voit que ses variations ne dépassent pas $\pm 0,5$ cm.

En imbibant maintenant un des papiers filtres avec 1 cm^3 de solution contenant le broyat de la peau de *Cyprinus carpio*, on obtient avec de grandes quantités de stimulus variant entre 10^{-1} et environ 10^{-6} g/cm^3 des répulsions variant linéairement avec le logarithme du point du stimulus employé (branche r de la courbe).

En diminuant la quantité de stimulus, l'action change de signe, on obtient des attractions et qui augmentent d'intensité toujours suivant la même droite r jusqu'à une concentration de $5 \times 10^{-9} \text{ g/cm}^3$ environ. A ce moment l'attraction atteint son maximum. Pour des concentrations encore plus faibles elle diminue suivant une droite a pour devenir nulle vers une concentration d'environ 10^{-12} g/cm^3 . Les pentes des droites représentatives a et r sont les mêmes aux erreurs d'expériences près : — 1,97 pour la branche r et + 1,90 pour la branche a.

Des expériences analogues ont été faites avec *Phoxinus phoxinus* L., avec *Tubifex tubifex* (fig. 2) et avec *Apis mellifica* (fig. 3). Dans ce dernier cas, nous avons employé comme stimulus le broyat de muscles d'abeilles, car, comme nous avons pu le montrer chez l'abeille, la substance active se trouve dans les muscles.

Toutes ces expériences concordent dans le fait que pour des grandes quantités de broyats l'action est répulsive et attractive pour de faibles concentrations, avec un maximum bien marqué. Elles concordent aussi dans le fait que les pentes des droites a et r, représentant l'attraction et la répulsion sont les mêmes au signe près. Cette égalité des pentes des deux parties de la courbe semblent indiquer que les phénomènes d'excitation sont les mêmes pour l'attraction et la répulsion. Il s'ensuit que le comportement des animaux étudiés sous l'influence des broyats des animaux de la même espèce entre dans le cadre des comportements à maximum décrits par Viaud (1). Il s'agit donc ici de tropismes vrais; nous avons à faire à des chimiotropismes positifs causés par des stimuli faibles.

Nos résultats conduisent donc à une autre interprétation que celle qu'avait donnée von Frisch qui attribuait à l'action répulsive la valeur d'un signal d'alarme.

Le fait que des animaux comme l'abeille, les *Tubifex* ou les larves de *Tenebrio molitor* contiennent aussi dans leurs organes des substances répulsives et le fait que des attractions se manifestent aussi bien que des répulsions semblent mal s'accorder avec l'hypothèse de von Frisch. Celle-ci n'est peut-être valable que dans des cas particuliers.

(1) G. Viaud, Les Tropismes. P. U. F. 1951.

ANIMAL BEHAVIOR STUDIES

AT THE R. B. JACKSON MEMORIAL LABORATORY,

BAR HARBOR

† HERBERT S. LANGFELD,
Princeton University

This is a report on experiments on heredity and social behavior at the Division of Behavior Studies of the Hamilton Station of the R. B. Jackson Memorial Laboratory at Bar Harbor, Maine*.

The Jackson Laboratory is concerned with the general problem of growth, and is well known for its cancer research. The Hamilton Station Behavior Laboratory was established by the Rockefeller Foundation for research on heredity and Social Behavior. It was made a part of the Jackson Laboratory because, Dr. Clarence C. Little, for many years its director, was well-suited as an outstanding geneticist to guide such work on heredity.

The research is done principally upon dogs. The dogs selected for cross-breeding are: 1. Cocker spaniels, selected for ability to learn game finding by flushing and retrieving. They show a tendency to « set » and lack timidity and aggressiveness. 2. The African Basenjis. They have the ability to learn pursuit of game, show unusual timidity, a high degree of aggressiveness and are barkless. They have long been isolated from European breeds. It should be noticed from the above that lack of timidity and lack of aggressiveness go together and likewise timidity and aggressiveness. The following dogs are selected for genetic differences but are not cross-bred. 3. Beagles, which learn game finding by trailing in packs.

* I have had the privilege of following the work of this laboratory but for most of the information contained in this report I am indebted to Dr. J. P. Scott, Director of the Station and to his colleague, Dr. John L. Fuller.

4. Wire-haired fox terriers, which attack small game and are highly aggressive. 5. Shetland sheepdogs, which are highly intelligent and have the ability to learn sheep-herding.

The puppies of the various breeds are all raised most carefully in the same general environment. In the case of the cockers and basenjis, the maternal environment has been kept the same by back-crossing to mothers of each pure strain. The studies on dogs was commenced in 1945 and at the time of this report 470 dogs have been used.

The difference in strenght of traits between dogs is thought to be the result of selection. Traits are common to all dogs but certain dogs have a trait more highly developed than other dogs, and can therefore be more easily trained in that trait. The dog is selected for training whose developed trait is desirable in a given situation. The results of such selection are seen in the following example: the cocker has an innate trait of sitting or crouching. When, as puppies, they are put on a scales for weighing, 80 % will learn to sit quietly with the minimum of training. The basenji has the habit of standing and only 12 % learn to sit in the same period of training. We have here two traits, degrees of quietness and posture. During the training the two traits are organized to meet the situation. Evidently both heredity and environment play their parts. The role of heredity is seen at all ages, but it is less apparent in young animals with their limited pattern of behavior.

Thirty major tests, both mental and physiological, have been used. All the strains show some variability and overlap. In one case the variance due to mating, within breeds was greater than between breeds. In most measures, however, there was a highly significant breed difference.

It might be of interest to describe a recent experiment in detail, an experiment whose results came out contrary to expectation. The aggressive basenjis and the friendly shepherd dogs were used. Half of each breed was trained and restrained most severely, the other half of each breed was petted and thoroughly spoiled. Food was then placed before all the dogs and they were all punished if they attempted to eat. Then all the dogs were placed in a room with the food and there was no punishment. It was thought the dogs of each breed that had been brought up strictly would as it were have a conscience and would not eat while the spoiled dogs would. The results did not turn out that way. The aggressive basenjis ate and the friendly shephards refused the food. It was evident in this experiment that breed characteristics were more important than training.

In conclusion I should like to point out that there is good opportunity for students to work at the laboratory on experiments in animal behavior. Anyone interested should write to Dr J. P. Scott, Hamilton Station, Box 847, Bar Harbor, Maine, U. S. A.



CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE L'AGRESSIVITÉ DU TREMBLEUR-PAON PÈRE

par E. VALENTINI

Institut de Psychologie de l'Université de Rome.

Le mot *Colombe* est le terme général qui désigne les espèces d'oiseaux qui appartiennent à l'ordre des *Colombiformes*. D'après Ghigi et Sharpe, la généalogie du trembleur-paon est la suivante : trembleur-paon, race domestique de l'espèce *Columba Livia*, genre de *Columba Linnea*, sous-famille des *Columbinæ*, famille des *Columbidae* ou pigeon, sous-ordre des *Columbæ*.

Il s'agit ici du trembleur-paon *en tant que père* (c'est-à-dire en tant que partenaire de couple et coopérateur à la génération du poussin, nouveau-né) : c'est dans l'exercice de la fonction de père que se manifestent toutes les modalités de la tendance agressive et c'est alors que se manifeste le plus la tendance agressive. Le trembleur-paon père est un trembleur-paon adulte (c'est-à-dire qui a franchi le seuil de l'âge adulte après les quatre mois de la période évolutive, qui ont suivi sa naissance).

La méthode générale, employée dans la recherche, a été celle de l'observation armée (1). Cette observation doit être précédée d'un temps suffisamment long d'observation pure, durant lequel on introduit peu à peu les conditions d'observation expérimentale qui demeurent proches du cadre naturel : le comportement des animaux doit être aussi spontané que possible. On doit éviter autant qu'il se peut le conditionnement et l'apprentissage ; néanmoins il faut as-

(1) « Dans des conditions définies, toute liberté est laissée aux comportements individuels des animaux » (H. Piéron). Pour l'explication ultérieure de la méthode de l'observation armée, ou « préparée », et pour son emploi dans la présente recherche, Cf. E. Valentini, *Tendenza aggressiva et accertamento precoce del sesso nel pavoncello* (tendance agressive et vérification hâtive du sexe chez le trembleur-paon), Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta varia, 1951.

surer l'adaptation de l'animal à la présence de l'observateur dans la cage d'expérience (2). La méthode de l'observation armée met en évidence les comportements agressifs des individus; elle permet aussi au chercheur de provoquer des comportements antagonistes, ceux-ci faisant l'objet de comparaison.

Les conditions concrètes d'expérimentation ont été les suivantes :

1° Deux cages, dont l'une (cage A) suffisamment vaste (longueur m. 5,11; largeur m. 1,85; hauteur m. 2,53), et l'autre (cage B) plus petite (longueur m. 2,77; largeur m. 1,43; hauteur m. 2,64), bien orientées;

2° Dans la cage A :

on trouve, au premier temps, une maisonnette et une petite caisse qui sert d'abri pendant la nuit et en cas de pluie, un bassin pour le grain, un bassin pour boire; au second temps, plusieurs maisonnettes, une grande caisse qui sert d'abri en cas de pluie, deux bassins pour le grain, un bassin rectangulaire, long et étroit, pour boire, un bassin circulaire pour prendre le bain;

3° Dans la cage B :

on trouve, au premier temps, deux maisonnettes et une petite caisse qui sert d'abri en cas de pluie, un bassin pour le grain, un bassin pour boire; au second temps, cinq maisonnettes, un bassin pour le grain, un bassin pour boire;

4° La position *in loco* dans les deux cages, d'un ou de deux « nids d'adaptation ».

Les observations ont été conduites dans la cage A, au premier temps, sur quatre individus, deux adultes et deux jeunes (c'est-à-dire âgés au moins de deux mois); au second temps, sur un plus grand nombre d'individus, adultes et jeunes, vivant dans la même cage A. Dans la cage B les observations ont été conduites d'abord sur six individus, vivant ensemble, dont quatre adultes, et après sur huit individus, dont quatre adultes; enfin sur dix individus.

Tous les habitants se trouvent « en situation ». Les situations sont les suivantes :

1° adultes en couvaison et jeunes;

2° adultes non en couvaison et jeunes;

3° un nombre restreint d'adultes en couvaison et l'adultes non en couvaison;

4° un nombre plus grand, jusqu'à trente-cinq individus dans la cage A, d'adultes (en couvaison ou non) et de jeunes;

5° les dits individus pendant la préhension de la nourriture: soit qu'ils se trouvent tous en couvaison ou non en couvaison, soit que certains d'entre eux se trouvent en couvaison et les autres non;

(2) Au début il y a, en effet, une forme d'intolérance du trembleur-paon mâle adulte à l'égard de l'observateur.

6° les dits individus tantôt mis, tantôt non mis, « en disposition d'appétit » ;

7° les dits individus tantôt soumis « à la faim », tantôt rassasiés à leur goût.

Les observations ont été conduites en général le matin, en moyenne pendant deux heures, au début de la distribution du grain et après celle-ci (3). Les conditions d'expérimentation ayant été les mêmes (4), les résultats peuvent être comparés.

L'agressivité du trembleur-paon adulte se manifeste :

1° *dans la défense de la couvaison* : il chasse les autres individus du toit de la maisonnette et des alentours du nid. En général le trembleur-paon mâle adulte est plus agressif dans la période de la préparation et pendant la couvaison.

2° *dans la défense du territoire* : il combat pour le choix de la maisonnette, après avoir formé couple avec sa partenaire, ou, s'il désire changer de maisonnette, au moment de la préparation de la couvaison ; il chasse les autres individus du petit bassin de la nourriture (5), et il va jusqu'à combattre pour y affirmer son domaine.

3° *dans la défense de sa partenaire de couple* : il chasse le trembleur-paon mâle adulte qui fait des « cérémonies » à sa partenaire ou qui cherche à la couvrir sexuellement ; il défend sa partenaire quand elle est attaquée par un autre individu.

4° *dans l'exaltation du comportement agressif* en présence d'un autre trembleur-paon mâle adulte, surtout quand, après que plusieurs individus se sont battus, ils se retournent sur eux-mêmes avec des petits pas de danse, en roucoulant, la poitrine proéminente et la tête soulevée.

5° *dans les manifestations de sexualité*, soit qu'il les exerce envers sa partenaire de couple, ou envers une autre femelle, partenaire, ou non, de couple, soit qu'il court pour empêcher l'accouplement.

On a résumé les principales modalités du comportement agressif du trembleur-paon mâle adulte (6). Chacune de ces modalités pourrait être démontrée par la description des différentes situations, dans lesquelles elle a été mise en évidence à l'aide de conditions

(3) Parfois les observations ont été continuées toute la journée ; plusieurs fois, surtout au printemps et en été, elles ont été répétées l'après-midi.

(4) Les réactions du comportement agressif, quand le trembleur-paon mâle adulte se trouve « en situation », se sont révélées jusqu'ici les mêmes le matin et l'après-midi, pour ce qui concerne leurs modalités de manifestation. Par ailleurs, la presque totalité des observations de cette recherche ont été faites le matin.

(5) L'expulsion par le trembleur-paon mâle adulte d'un autre individu loin des bords du petit bassin est une des modalités du comportement agressif qui aurait besoin de plusieurs éclaircissements, parce qu'elle admet différentes significations de comportement suivant les diverses situations globales vécues par l'animal.

(6) L'analyse statistique des résultats, soutenue par une description plus vaste de cette première contribution à la connaissance de l'agressivité du trembleur-paon mâle adulte, formera l'objet d'un autre travail en cours d'élaboration.

concrètes de recherche. Après avoir donné une première contribution à la connaissance du comportement agressif du trembleur-paon mâle adulte, l'auteur remet à une autre occasion l'exposition plus vaste de ce sujet : en effet, il est nécessaire de reprendre l'exploration systématique de chaque modalité à la lumière des résultats déjà acquis. Ayant déjà étudié par des conditions expérimentales le trembleur-paon mâle jeune, on comprend mieux le comportement du mâle adulte en faisant la comparaison avec les phases de son âge évolutif. Le comportement de l'animal, qui est global, ne saurait faire l'objet d'observations partielles ; bien plus, on ne peut l'isoler entièrement de son environnement. Néanmoins on peut faire ressortir certains aspects de son comportement, qui, pour être compris dans sa totalité, doit être étudié depuis le début de l'âge évolutif jusqu'à la complète maturation de l'animal, puis de celle-ci jusqu'à la vieillesse : les phases de l'âge évolutif sont confirmées par le comportement du trembleur-paon mâle adulte, comportement qui, à son tour, permet de mieux comprendre celui du jeune individu.

Avant de terminer, notons certaines questions qui se posent au sujet de ce qui vient d'être présenté, questions qui se rattachent d'ailleurs aux études qui feront l'objet des prochaines journées sur le conditionnement et l'apprentissage : 1° pour sauvegarder la spontanéité de l'animal, faut-il éviter l'apprentissage et dans quelle mesure le peut-on ? 2° dans la défense du toit de la maisonnette et du petit bassin, faut-il voir toujours une défense du territoire ? 3° la défense du territoire ne peut-elle pas être interprétée plutôt, dans certaines situations, comme une défense de la couvaison ? 4° quelles sont les relations entre l'apprentissage et le conditionnement dans une situation qui, vitale, relève de plusieurs facteurs ?

Toutes ces questions, et d'autres encore, qui se posent au chercheur, montrent la richesse des situations vitales et en même temps la prudence qu'il faut avoir dans les conclusions : après de longues expérimentations, on n'arrive souvent qu'à des conclusions très restreintes.

Ernesto VALENTINI.

MODIFICATION DES RÉFLEXES DE LA CONDUITE DES ANIMAUX PAR CONDITIONNEMENT

J. TEN CATE (Amsterdam)

Chez les chats et quelques autres animaux, une dilatation de la pupille est provoquée par de fortes stimulations acoustiques; une sonnette électrique par exemple. C'est un réflexe inné, inconditionné d'après la terminologie de Pavlov. Comme le réflexe de constriction de la pupille sur l'action de la lumière, la dilatation réflexoire se peut produire chez des chats décortiqués.

Cependant la dilatation de la pupille, provoquée par une forte stimulation acoustique est un phénomène compliqué, car ce réflexe passe simultanément avec des processus psychiques qui doivent être localisés dans l'écorce cérébrale. La sonnette provoque la frayeur, laquelle peut être attribuée à une forte excitation du système nerveux central et du système ortho-sympathique en particulier. Comme j'ai pu le démontrer, en même temps que la dilatation des pupilles on peut constater une accélération du rythme cardiaque et assez souvent de la respiration. La sécrétion de l'adrénaline peut être aussi augmentée.

Dans des conditions normales la lumière provoque une constriction de la pupille; la lumière est donc un excitant inconditionné; ce réflexe est inné. Les excitants acoustiques modérés dans des conditions normales ne provoquent ni dilatation, ni constriction de la pupille.

J'ai tenté d'éveiller une constriction de la pupille sur la sonnette électrique chez des chats à l'aide du conditionnement. Les expériences ont été exécutées de la manière suivante: une fois que l'animal était habitué aux conditions des expériences, on procédait à la formation du réflexe conditionné. Tout d'abord la sonnette était mise en action, 15 secondes plus tard une lumière était dirigée vers l'animal; j'ai laissé agir ces deux excitants pendant une minute sur l'animal.

Six ou sept stimulations combinées avec des pauses de 5 à 30 minutes ont été exécutées chaque jour.

Pour former ce réflexe conditionné il a fallu 140 stimulations avec la sonnette et la lumière. Depuis lors, l'excitant conditionné — la sonnette — provoquait régulièrement une constriction des pupilles au lieu d'une dilatation. Ce réflexe conditionné pouvait être inhibé par de fortes excitations inaccoutumées, par exemple une claque.

Pour former une constriction de la pupille par un signal acoustique faible — une flûte — par exemple, qui ne produisait pas de dilatation de la pupille, un conditionnement pouvait être constaté déjà après 43 excitations combinées de la flûte et de la lumière.

La longue durée de la formation du réflexe conditionné à la sonnette peut être expliquée, je pense, de la manière suivante: Par le conditionnement la conduite du chat est altérée, l'action de la sonnette ne provoque plus la frayeur. Dans ce cas il se forme un processus d'inhibition dans l'écorce cérébrale qui supprime la réaction psychique — la frayeur, laquelle était accompagnée par les symptômes ortho-sympathiques. Cette inhibition de la frayeur est analogue aux processus d'inhibition, décrits par Pavlov, comme extinction de la réaction d'orientation, laquelle se manifeste toujours au commencement des expériences avec les réflexes conditionnés.

Avec la suppression de la frayeur le réflexe de dilatation de la pupille s'affaiblit peu à peu et disparaît. En même temps l'action de la lumière commence à produire une constriction de la pupille. Après un certain nombre d'excitations combinées de la sonnette et de la lumière une constriction de la pupille se produit. Il s'est formé un réflexe conditionné sur la sonnette. Les expériences que je viens de décrire ont prouvé que par conditionnement, une conduite d'un animal peut être modifiée et en même temps un réflexe conditionné peut être formé sur un excitant qui provoquait d'abord un réflexe complètement différent.

Dans les expériences avec des invertébrés, j'ai pu démontrer que la conduite de ces animaux peut aussi être altérée par conditionnement.

On sait que les pagures (Bernard l'Ermite) se retirent dans leur coquille lorsqu'une irritation mécanique plus ou moins forte est appliquée sur une partie quelconque de l'animal. Lorsque l'écrevisse s'est retirée dans son refuge il est toujours fort difficile de l'en faire sortir.

Il me semblait intéressant de savoir, comment les pagures se comportent quand on leur irrite l'abdomen qui est toujours tenu complètement caché dans la coquille. Il me semblait possible que l'irritation de cette partie du corps obligerait l'animal d'abandonner son refuge. Ces expériences sont faites pour la grande partie par M^{me} ten Cate.

Pour pouvoir irriter la partie postérieure de l'animal on a pratiqué, avec précaution, une ouverture dans les tours supérieurs de la coquille.

Lorsqu'on irrite doucement l'abdomen du pagure la partie irritée de l'abdomen seule s'écarte de l'objet irritant. Si l'irritation de l'abdomen devient plus forte l'animal se déplace vers l'orifice de sa coquille, mais pour un instant seulement, car aussitôt il se retire de nouveau dans son gîte.

Si on répète l'irritation le pagure s'avance de nouveau, pour se retirer quelques instants plus tard. Ce jeu peut durer assez longtemps sans que l'animal abandonne sa coquille. Cependant lorsqu'on continue à irriter l'abdomen pendant quelques minutes, il peut arriver que l'animal, après s'être déplacé en avant ainsi qu'en arrière, quitte soudain sa coquille.

Dans des expériences successives nous avons essayé d'établir, s'il était possible par des irritations de la partie postérieure de l'abdomen répétées pendant un certain temps plusieurs fois par jour d'arriver à ce que les animaux quittent leur coquille dès le premier attouchement.

Dans ce but, nous avons fait des expériences avec 15 pagures, dont les coquilles avaient été trouées au niveau des tours supérieures de la spirale. Tous les jours on a fait au moins dix expériences sur chaque animal, au cours desquelles on irritait la partie postérieure de l'abdomen jusqu'à ce que le pagure abandonne sa coquille. Au début tous les animaux quittaient leur coquille après une irritation de longue durée. Quelques jours plus tard on pouvait déjà voir les pagures quitter leur coquille bien plus rapidement qu'auparavant. Après une dizaine de jours les pagures abandonnaient leur coquille dès qu'on touchait leur abdomen. Même des irritations très faibles de l'abdomen provoquaient à ce moment un abandon rapide de la coquille. Il s'était formée une réaction conditionnée à l'irritation mécanique de l'abdomen.

Comme on peut en conclure par ces expériences, la réaction de retraite qui domine d'abord dans la conduite de l'animal s'affaiblit peu à peu et fait place à la réaction de fuite. Après une dizaine de jours à peu près on arrive à ce que la réaction de retraite qui est celle qui se produit ordinairement, soit remplacée par la réaction de fuite. Dans ces cas un simple attouchement de l'abdomen suffit pour provoquer immédiatement une fuite du pagure. On peut donc remplacer la réaction innée, instinctive de retraite par une réaction conditionnée de fuite. Par conditionnement la conduite des pagures peut être profondément altérée.

J'ai pu provoquer une altération d'une autre réaction innée à l'aide d'un conditionnement chez l'*Amphioxus* (*Branchiostoma lanceolatum*), un animal marin pisciforme qu'on trouve sur les côtes sablonneuses de la Méditerranée.

Les amphioxus vivent dans le sable, dans lequel ils s'enterrent, ne laissant en dehors que la partie antérieure de leur corps. Lorsqu'une partie quelconque de l'animal est irritée mécaniquement, par exemple par attouchement, l'amphioxus se retire dans le sable et disparaît rapidement. Dans des conditions naturelles on pouvait voir, extrêmement rare, l'animal nager dans l'aquarium.

J'ai tenté de transformer par conditionnement la réaction innée de l'enfouissement dans le sable en une réaction de fuite. Pour atteindre ce but, j'ai placé les animaux dans de petits aquariums, contenant seulement une mince couche de sable pour qu'ils ne se cachent pas dedans lorsqu'on les irrite.

Lorsqu'on irrite l'amphioxus dans ces conditions par attouchement il tâche d'abord de s'enterrer, mais en vain; alors il prend la fuite et nage quelque temps dans l'eau.

En répétant ces expériences pendant quelques jours dans les mêmes conditions j'ai pu constater que les animaux perdaient leur habitude de s'enterrer dans le sable et prenaient la fuite aussitôt qu'ils étaient irrités. Même lorsqu'ils étaient remis dans un aquarium contenant beaucoup de sable ils ne s'enterraient pas, mais prenaient la fuite et nageaient assez longtemps.

Mais quand un de ces amphioxus réussissait par hasard à s'enterrer quelques fois dans le sable la réaction conditionnée de fuite faisait place à la réaction innée d'enterrement, laquelle de ce moment resta dominante.

Par ces expériences avec l'amphioxus, je crois avoir démontré qu'une réaction innée, instinctive d'enterrement, peut se transformer en une réaction conditionnée de fuite. Chez les amphioxus on pouvait donc aussi provoquer une altération de la conduite par conditionnement.

RÉUNION DU 5 AOUT 1957

A BRUXELLES

lors du XV^e Congrès international de Psychologie

(Bruxelles, 28 Juillet - 3 Août 1957)

Communications du 5 août 1957

THINES (G.). — Le comportement comme critère taxonomique.

BROADHURST (P.L.). — The effect of some antecedent determinants of the emotionality of the Rat as measured by the openfield test.

CARDO (B.). — Action antagoniste de la chlorpromazine et de l'amphétamine sur le conditionnement de fuite chez le Rat.

M^{me} BONAVENTURE (N.). — Comportements tropisliques de monstres de Planaires.

M^{me} TABOURET-KELLER (A.). — L'analyse expérimentale du géotropisme de la chenille d'un Saturnide, *Automeris illustris* Walker.

MEDIONI (J.). — Expériences sur la création skioptique et sur la photo-réception chez *Limnaea stagnalis* L.

VIAUD (G.). — Sur le déterminisme du changement de sens des réactions dans le galvanotropisme polyphasique.

M^{me} BENIEST-NOIROT (E.). — Le comportement dit « maternel » chez la souris.

LE COMPORTEMENT COMME CRITÈRE TAXONOMIQUE

par G. THINES (1)

(Université de Louvain)

Si la psychologie animale, au cours de son développement historique, est progressivement passée du stade de l'observation occasionnelle et incontrôlée à celui d'une discipline systématique appliquant la méthode scientifique dans toute sa rigueur, c'est dans une large mesure parce qu'elle a adopté de façon de plus en plus nette les hypothèses et les méthodes des sciences biologiques. Il importe cependant de remarquer qu'elle n'est pas entrée en contact simultanément avec toutes les branches de celles-ci et si elle se tourne très tôt vers la physiologie comparée, elle reste au contraire longtemps sans contact important avec la systématique. Or, si l'on y songe, cette situation est d'autant plus paradoxale que les origines de la psychologie animale étaient bien plus proches de la systématique que de la physiologie. Elle se constitue en effet en discipline autonome à partir de la théorie de l'évolution, dont elle dérive avant tout en vertu d'un principe de cohérence logique, que l'on peut formuler brièvement comme suit : S'il existe une loi de continuité entre les structures anatomiques des différentes espèces animales, il est légitime de supposer qu'une loi semblable existe également entre les caractéristiques psychologiques corrélatives de ces mêmes espèces.

L'idée scientifique du psychisme animal est donc liée, dès ses origines, à une notion d'homologie ou d'analogie, notion élaborée par le systématicien, dans sa tentative d'unification du système de la nature.

D'autre part, dès le moment où existait sous le nom de psychologie animale une discipline autonome, la zoologie, et particulièrement la taxonomie, ne pouvait manquer d'apparaître aussitôt

(1) Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique.

comme sa science annexe la plus importante. C'est en effet à la taxonomie qu'elle emprunte dès le début, la totalité de ses objets d'investigation, qui sont les diverses espèces animales, emprunt de base dont son existence même dépend, matériel qu'elle n'appréhende déjà plus sous une forme indifférenciée puisque l'œuvre du classificateur lui a déjà imposé les catégories de son propre système d'intelligibilité, mais qu'elle va cependant utiliser de son point de vue propre. Ce dernier diffère principalement de celui du taxonomiste en ce que, contrairement à ce dernier, il ne considère plus simplement les espèces animales comme des entités fixes, reliées entre elles par un système plus ou moins élaboré de critères discriminatifs, mais comme autant de centres d'activités qu'il importe d'étudier dans leur déroulement même.

L'opposition des deux points de vue est manifeste, on le voit clairement, le premier considérant les organismes comme autant de points inanimés situés dans l'espace et entre lesquels il s'agit d'établir une ou plusieurs lois de coordination (le taxonomiste travaille sur des spécimens morts, « fixés » dans un milieu conservateur artificiel), le second tentant au contraire de saisir une réalité psychique dont le comportement est l'expression vivante dans le temps. Malgré cette différence d'objet formel, la parenté matérielle des deux sciences est un fait incontestable; mais l'incidence de la zoologie sur la psychologie animale, que certains auteurs, parmi lesquels Piéron, préfèrent avec raison appeler *psychologie zoologique*, ne se limite pas là: Il est hors de doute, dans l'état actuel de pénétration des disciplines (1) qu'un nombre important de problèmes propres à l'étude du comportement ne puissent être correctement posés ni adéquatement résolus, que si le psychologue possède à leur sujet un certain nombre de renseignements de base que la taxonomie est seule en mesure de lui fournir. Nous songeons particulièrement ici à certaines connaissances fondamentales comme la communauté de phylum ou de classe, l'identité ou la similitude de certaines caractéristiques morphologiques ou physiologiques qui, non seulement rendent les comparaisons plus fécondes mais écartent dès l'abord les faux problèmes et, d'une façon générale, les questions qui, dans l'hypothèse d'une séparation absolue des disciplines, ne se révéleraient être des impasses qu'après un temps plus ou moins long de recherche aussi laborieuse que stérile. Ces questions sont précisément celles qui n'ont que faire dans l'instauration d'une *psychologie comparée* digne de ce nom. Pour prendre un exemple qui ne peut manquer de convaincre même les profanes, on voit immédiatement l'intérêt d'une comparaison entre le développement

(1) Il est remarquable que la zoologie systématique et l'étude du comportement ne commencent à converger qu'après avoir divergé au maximum pendant que la seconde se constituait en discipline autonome. Il se peut que ce phénomène de retour ne soit que le stade synthétique final d'un processus d'ensemble ayant comporté un stade antithétique initial indispensable à la synthèse en question, parce que caractérisé par l'élaboration de concepts nouveaux, ou tout au moins par la transformation de concepts anciens.

psychique du chimpanzé et celui de l'enfant humain, mais il paraît peu probable qu'il y ait quelque intérêt essentiel à comparer l'orientation lointaine du pigeon à celle de l'homme, la supériorité considérable de développement des structures cérébrales chez le second introduisant dans la formulation même du problème une incompatibilité dans les termes qui ne peut être évitée que par une information appropriée. Or, cette dernière nous est fournie, dans ses grandes lignes, par l'étude taxonomique des espèces, et dans ses détails par l'anatomie et la physiologie comparées; il n'est d'ailleurs pas inutile de faire remarquer que seule la première peut nous introduire utilement aux secondes.

Les considérations développées jusqu'à présent pourraient donner à croire que la zoologie, et particulièrement la taxonomie constitue une science de base dont la psychologie zoologique ne serait qu'un chapitre. Cette conception se rencontre effectivement dans certains traités de zoologie (1).

Dans cette perspective, les relations entre ces deux disciplines existeraient au bénéfice exclusif de la psychologie animale incapable par nature et par position, de rendre à sa science-mère les dons abondants que cette dernière lui prodigue depuis ses origines.

Si cette idée de la filiation des sciences correspond à quelque réalité — et l'histoire des systèmes philosophiques et scientifiques en témoigne abondamment — c'est en elle que nous pouvons espérer trouver une réponse à la question qui vient d'être posée. La condition essentielle pour que s'établissent entre deux sciences des liens de réciprocité, est en effet qu'elles aient atteint l'une et l'autre un degré de maturité sensiblement équivalent; autrement dit il ne peut exister d'échanges bilatéraux effectifs qu'entre disciplines adultes, et tant que cet équilibre, pour des raisons historiques diverses, n'est pas réalisé, toute science-fille emprunte à sa science-mère sans lui rendre en proportion. Mais prenons garde ici à la signification de certains termes susceptibles d'éveiller en notre esprit l'inverse de ce qu'il faudrait entendre. Nous avons dit plus haut que la zoologie, et spécialement la taxonomie, apparaissait dès les débuts de la psychologie animale, comme la science annexe la plus importante de cette dernière.

Lorsque l'on parle de « sciences annexes », il ne faut pas perdre de vue que l'on vise assez paradoxalement, les disciplines que d'autres s'annexent en raison même de leur insuffisance propre. Devenir une science annexe est, pour une discipline, le plus sûr indice que l'ensemble de ses acquisitions, tant sur le plan des faits que des théories, en lui permettant de devenir le point de départ de disciplines nouvelles, lui a conféré la maturité historique. Ainsi donc, en dépit de leur qualification apparemment péjorative, les sciences annexes sont en réalité les sciences de base.

Ceci admis, le problème qui nous sollicite est de savoir, en

(1) Cf. Notamment Parker T. J. et Haswell W. A. — *Text-book of Zoology*, vol. I, p. 8.

égard à certains développements récents, dans quelle mesure on peut admettre que la psychologie zoologique, non contente de continuer à emprunter à la taxonomie les faits et les notions auxquels nous faisons allusion plus haut, commence, à son tour, à lui fournir des faits et des renseignements divers, autrement dit, à jouer à son égard le rôle de science annexe.

Savoir si cette réciprocité existe, c'est concrètement, compte tenu de l'objectif poursuivi par la taxonomie, savoir la *valeur que peut avoir le comportement comme critère différentiel de classification*.

L'étude des conduites animales aura donc une incidence sur l'œuvre classificatrice de la taxonomie dans la mesure où il sera établi que, *dans ses manifestations concrètes et jusque dans ses détails, le comportement est caractérisé par des actions stéréotypées dans l'espace et dans le temps, au point qu'elles puissent servir d'étiquette à un animal donné*. Et certes, lorsque l'on sait l'extraordinaire diversité des conduites de toute nature que l'on rencontre chez les animaux, des formes dites inférieures à celles réputées supérieures, qu'il s'agisse du cri ou du mode de vol des oiseaux, des comportements de nidification ou de ponte et des soins qu'accordent à leur progéniture la plupart des vertébrés, des poissons aux mammifères, ou encore des comportements sociaux que l'on observe tant chez les invertébrés que chez les vertébrés, on serait plutôt tenté de s'étonner que la taxonomie n'ait pas utilisé plus tôt ces caractéristiques si nombreuses et si variées. Nous tâcherons d'expliquer brièvement ce phénomène à la fin de cet exposé (1).

La tâche qui nous incombe maintenant est d'évaluer ces caractéristiques du comportement en fonction des critères de la taxonomie classique en vue d'établir si elles peuvent, en principe, être de quelque utilité au systématicien.

Examinons donc les exigences de la taxonomie classique, telle qu'elle est pratiquée par les spécialistes actuels.

Mais ici se pose, au départ, un important problème de terminologie : c'est la distinction due à Fage (1952) entre *taxonomie* et *systématique*. « Le premier devoir pour un zoologiste qui observe un animal, écrit cet auteur, est de l'identifier, de savoir à quel genre, à quelle espèce il appartient. Le plus souvent et, avec plus ou moins de peine, d'hésitation, il arrive à lui donner un nom ; cet art qui consiste à appeler correctement un individu, à lui mettre une étiquette est à proprement parler la *Taxonomie*. C'est la besogne courante de tous les collectionneurs. Elle n'est pas sans difficultés, nécessite la consultation de nombreux ouvrages, des comparaisons minutieuses, une mémoire fidèle, un esprit critique aigu et une connaissance déjà étendue du groupe considéré. Elle permet de mettre de l'ordre dans les musées.

(1) Nous avons discuté cette question dans une autre étude intitulée *Space and time in taxonomy* (Proc. Linnean Soc. London, sous presse).

« Mais les véritables difficultés commencent quand le biologiste s'interroge sur la signification du vocable qu'il vient ainsi d'attribuer à tel ou tel animal. Indique-t-il avec les espèces du même genre un lien de parenté ? Quelle est la valeur de ces différences, en fait minimales mais qu'il a cependant reconnues, entre l'individu soumis à un examen plus attentif et ceux auxquels il le compare ? S'agit-il de la réponse passagère à quelque variation du milieu, ou s'agit-il d'une modification d'origine plus profonde, et déjà inscrite dans le patrimoine héréditaire ?

« Dès l'instant où le taxonomiste se pose des questions de cet ordre, et s'efforce d'y répondre, il fait œuvre de *systématicien*, c'est-à-dire qu'il cherche à mettre exactement tel ou tel animal à la place qui lui revient dans le système de la Nature. C'est pourquoi parler de *systématique évolutive*, de *systématique biologique*, c'est user d'un pléonasme, utile en vérité puisqu'il est destiné à rappeler le but et les méthodes de cette discipline et à la distinguer de la Taxonomie qui, d'un mot, simplement, enregistre ses conclusions »).

Si nous n'avons pas hésité à citer ce passage in extenso, c'est parce qu'il souligne de façon particulièrement nette le caractère *technique* de la taxonomie. Qu'est-elle en effet, d'après la description qu'on vient d'en lire, sinon une technique d'information discriminative dont l'idéal pourrait se matérialiser sous la forme d'une classeuse automatique, alors qu'apparaît au contraire, indissociable à l'œuvre de la systématique l'action interprétative et créatrice de l'esprit opérant la synthèse des données ainsi récoltées ?

Malgré cette restriction de principe, les critères dont dispose la taxonomie pour atteindre son but, possèdent, on va le voir, une extension considérable et touchent aux autres grands secteurs des sciences biologiques. On peut les classer dans les catégories suivantes :

1° *Critères morphologiques*. — Ils relèvent de l'apparence formelle et de l'anatomie de l'animal considéré. La première donne lieu à une analyse quantitative et qualitative des caractéristiques extérieures tandis que la seconde utilise principalement les méthodes de la biométrie pour procéder à des mensurations comparatives des divers segments de l'organisme, lesquelles sont généralement exprimées sous forme de rapports.

2° *Critères biologiques*. — S'il est vrai que l'apparence de l'animal « n'est que l'expression de la lutte entre les facteurs du milieu, extérieur et intérieur — sources principales des variations — et les facteurs héréditaires essentiellement conservateurs » (Fage, *ibid.* : 6), on comprend immédiatement la nécessité, pour le taxonomiste, de posséder, au sujet de l'espèce qu'il étudie, le maximum de renseignements d'ordre écologique (milieu extérieur) et biochimique (milieu intérieur).

En ce qui concerne particulièrement l'étendue du milieu extérieur, une intéressante étude de Poll (1952) a mis en évidence les relations existant entre la ségrégation géographique et la formation des espèces ; l'auteur y montre de façon très claire qu'« examinés

à des niveaux régionaux de plus en plus localisés, les effets de la ségrégation géographique nous placent devant des différenciations de moins en moins prononcées » (p. 219).

Mettant alors en regard le degré d'isolement géographique et les diverses catégories taxonomiques, il établit entre les deux un système de correspondance selon lequel la ségrégation locale donnerait naissance aux microsous-espèces, la ségrégation régionale aux sous-espèces, la ségrégation intracontinentale aux espèces et aux genres, la ségrégation continentale enfin aux familles et aux catégories taxonomiques plus élevées (ibid. : 220).

Si cette hypothèse est exacte, l'utilité que la connaissance de ce type de relation entre l'organisme et le milieu peut avoir aux yeux du taxonomiste, est évidente : en effet, la simple indication du lieu d'origine d'un spécimen d'une espèce donnée le renseigne déjà provisoirement (et de façon encore imprécise) sur la position systématique de celui-ci par rapport à un autre spécimen déjà classé. Supposons par exemple, qu'une carpe d'une coloration encore inconnue soit pêchée dans une rivière de France. Il est très probable, a priori, qu'elle ne constitue qu'une variation du genre *Cyprinus*, tel qu'il existe en Europe occidentale et qu'elle constitue une espèce nouvelle par rapport à celles appartenant au même genre mais vivant en Amérique du Nord. Il y a là une précieuse indication de départ susceptible d'orienter des analyses ultérieures plus détaillées, d'ordre morphologique et physiologique, et dont notre exemple ne donne forcément qu'une idée grossière.

Néanmoins les critères morphologiques et biologiques, malgré leur précision souvent très poussée, ne permettent pas d'arriver à des déterminations qui, au niveau spécifique tout au moins, soient absolument univoques. Il suffit d'ouvrir un traité de zoologie pour se convaincre que les synonymies d'espèces sont extrêmement nombreuses. Le premier travail du taxonomiste qui procède à la révision d'une espèce connue ne consiste-t-il pas en effet, à établir la liste des différentes dénominations qui ont servi à désigner, depuis la date de sa description originale, un seul et même animal considéré à tort par divers auteurs comme constituant chaque fois une espèce nouvelle ? Une telle situation ne peut évidemment résulter que de l'imprécision des critères. Or, celle-ci est imputable selon Laurent (1953), à deux causes principales : la méconnaissance de l'allométrie et l'imprécision des mesures. La première risque de faire considérer comme spécifiquement différents des spécimens qui représentent simplement des stades différents de développement ontogénétique ; la seconde risque de fournir des rapports biométriques erronés susceptibles d'être interprétés fallacieusement comme des indices différentiels, lors d'une comparaison ultérieure avec un spécimen semblable. C'est pour éviter ces sources d'erreurs que le même auteur propose d'élaborer les critères de la taxonomie morphologique sur une base statistique en recherchant les meilleurs caractères discriminatifs par l'étude des proportions. Cette méthode est, en bref, la suivante : on procède, sur un petit nombre d'indivi-

des appartenant à deux populations présumées différentes, à un nombre assez élevé de mensurations variées. On calcule ensuite pour chacune d'entre elles la moyenne et le logarithme de la moyenne. On établit alors, pour chaque population un histogramme où figurent, en abscisse et dans le même ordre pour les deux populations, les dimensions considérées, et en ordonnée les valeurs logarithmiques trouvées.

Ces histogrammes sont ensuite superposés à partir d'une dimension de référence. Cette superposition fera apparaître des différences positives ou négatives entre les colonnes correspondantes des deux graphiques. Dans ces conditions la différence la plus grande se trouvera entre les deux dimensions fournissant l'écart positif et l'écart négatif le plus grand. La première est celle dont le rapport à la dimension de référence chez une espèce dépasse le plus fortement le même rapport chez l'autre ; la seconde est celle dont le rapport à la même dimension chez la même espèce est le plus inférieur au même rapport chez l'autre espèce. On trouve de la sorte les deux dimensions dont le rapport aura le plus de chances d'être diagnostique. (id., *ibid.* 273-279).

Une semblable méthode est sans doute de nature à éliminer un nombre considérable d'erreurs dues non seulement aux deux causes principales signalés plus haut, mais également à l'introduction de critères qualitatifs insuffisants résultant d'examen superficiels ou donnant lieu à des jugements trop subjectifs.

Telles sont, brièvement décrites, les techniques taxonomiques classiques dont dispose le systématicien pour réaliser son œuvre. Ces techniques, nous venons de le montrer, comportent, à côté d'aspects relativement rigoureux, des aspects moins satisfaisants et notamment une finesse de discrimination qui se révèle souvent très insuffisante. Si les tendances actuelles de la taxonomie et particulièrement la tendance statistique, visent à introduire plus de rigueur dans cette science, que peut attendre le systématicien de l'introduction dans celle-ci de critères nouveaux tirés de l'observation systématique du comportement ? Celle-ci pourra-t-elle jamais fournir des données suffisamment précises pour qu'elles puissent être utilisées en taxonomie ? Autrement dit, ces données posséderont-elles jamais une valeur différentielle comparable à celle des données morphologiques ou biologiques ?

Tel est le problème auquel nous devons essayer de répondre maintenant.

Nous l'avons fait précéder de considérations relativement étendues sur les techniques classiques de la taxonomie, afin que, connaissant les pouvoirs et les limites de ces dernières, nous puissions tenter d'y apporter une solution à la fois plus exacte et plus nuancée.

Une grave erreur consisterait en abordant ce problème, à considérer le comportement comme une entité abstraite et uniforme. Si le schéma behavioriste (Stimulus-Réaction) suffit à rendre compte de toutes les formes de la conduite animale, toute originalité — on

serait presque tenté, dans la perspective de la taxonomie, de dire : toute *singularité* — s'en retire, et toute possibilité de caractérisation d'un animal *par son action propre*, disparaît puisque par définition, toute conduite quel que soit le niveau organique auquel on la constate, n'a de sens qu'une fois réduite à un « quid » fonctionnel identique dans tous les cas. Il paraît donc indispensable, si l'on veut trouver une solution au problème qui nous occupe d'insister avant toute chose sur la nécessité de remettre en honneur l'étude concrète et détaillée des diverses formes de comportement que l'on rencontre dans le règne animal. Ici encore, remarquons-le, un paradoxe s'impose à nous : l'œuvre classificatrice de la taxonomie s'accommode mieux — toutes questions de méthodes mises à part — du point de vue de l'observation minutieuse telle qu'elle fut pratiquée par les anciens entomologistes par exemple, que du point de vue plus « strict » des behavioristes. On doit aux premiers et à leurs pareils une richesse d'information que n'atteignirent jamais — et à laquelle ne visèrent d'ailleurs jamais, ne l'oublions pas — les seconds.

Ajoutons en passant que le premier point de vue a été largement remis à l'honneur, avec l'apport de méthodes scientifiques éprouvées cette fois, par l'ethologie comparative.

Il importe également, pour évaluer l'importance de la contribution éventuelle de la psychologie animale au travail taxonomique, d'analyser les principales formes de comportement que l'on distingue généralement afin d'établir si leurs caractéristiques propres les rendent utilisables dans un système de classification dont l'exigence de base est la *fixité des critères* (1). Il est clair que nous ne pouvons songer à passer en revue l'infinie variété des conduites animales, aussi nous contenterons-nous d'envisager certaines d'entre elles à propos desquelles le problème qui nous occupe se pose de façon particulièrement nette.

1° *Les conduites acquises.*

Si, comme nous le disions il y a un instant, la fixité des critères est une exigence fondamentale de la taxonomie, il faut exclure au départ tous les comportements *acquis* pour la simple raison que tout apprentissage implique une modification de la conduite dans le temps et dans l'espace. Etant en outre très variable d'un individu à l'autre, il ne permet aucune différenciation permanente et générale. On pourrait cependant admettre à la rigueur que la *capacité d'apprentissage* puisse jouer le rôle de critère différentiel.

Deux populations d'oiseaux constituées d'individus identiques sous tous les rapports à ceci près que les individus de la première mèneraient une vie exclusivement terrestre et ceux de la seconde une vie exclusivement aérienne, feraient sans doute l'objet d'une discrimination taxonomique ; on parlerait à leur sujet de deux races,

(1) Voir également à ce sujet notre étude signalée p. 58 en note.

peut-être même de deux espèces différentes (1). Or l'identité des structures morphologiques empêcherait toute différenciation de cet ordre. La distinction reposerait donc entièrement sur une différence dans la capacité d'apprentissage.

Parmi les conduites acquises, il semble bien que ce soit l'imprégnation (imprinting) qui constitue la forme d'apprentissage la plus caractéristique d'une espèce. Défini par les éthologistes à partir des observations de Heinroth (1910), qui avait constaté que de jeunes canards, élevés dans l'isolement à partir de l'œuf, avaient tendance à réagir aux humains qui les soignaient comme s'il se fût agi de leurs parents, ce comportement est lié à une forme d'acquisition particulière, intermédiaire entre l'habituation et l'insight. (Thorpe, 1950 : 402 sq. et 1956 : 115 sq.) Il permet au jeune animal d'apprendre pendant une période très courte (quelques heures ou même parfois quelques minutes après la naissance) un certain nombre de réactions indispensables à sa survie, comme les mouvements de saisie de la nourriture chez certains oiseaux, par exemple, réactions qui exigent pour se produire la présence dans le champ sensoriel intéressé, de certains stimuli-signaux. Si ceux-ci ne se sont pas présentés pendant cette période, l'imprinting ne peut plus avoir lieu. Il s'agit donc d'un phénomène irréversible limité aux tout premiers moments de la vie individuelle. Ce comportement présente pour le systématicien, deux caractéristiques intéressantes : une fois accompli, il reste extrêmement *stable* dans son exécution ; ensuite, c'est le processus qui permet à l'individu d'apprendre les comportements fondamentaux de l'*espèce*. Il apparaît donc comme une caractéristique éthologique spécifique et invariable susceptible d'être utilisée comme critère taxonomique. L'imprinting est connu chez de nombreux oiseaux, chez certains poissons et peut-être chez quelques insectes (Id., *ibid.* : 403).

2° Le parasitisme.

Si le parasitisme, comme tel, n'a jamais servi à définir une espèce, il exerce cependant de profonds effets sur la morphologie

(1) Il est digne de remarque qu'en ce qui concerne particulièrement les oiseaux, la taxonomie, tout en se fondant principalement sur des différences d'ordre morphologique, ait attribué aux principaux ordres de la classe des noms caractéristiques du comportement ou du mode de vie : rapaces, passereaux, coureurs, etc.. Le comportement migrateur, pour important qu'il soit n'a aucune incidence taxonomique précise ; quant à la distinction entre espèces diurnes et espèces nocturnes, elle était en usage bien avant que les travaux de Von Kries et surtout de Hecht n'eussent mis en évidence le fait morphologique de la duplicité rétinienne.

On distingue de même chez les insectes dans l'ordre des orthoptères le sous-ordre des orthoptères coureurs (Familles des Blattides, Mantides et Phasmides) et le sous-ordre des orthoptères sauteurs. (Familles des Acridides, Locustides et Gryllides). A cette différenciation éthologique est cependant liée une différenciation morphologique : le développement des pattes postérieures ; chez les coureurs celles-ci sont grêles et ne sont pas construites pour le saut tandis que chez les sauteurs elles sont allongées et renflées aux cuisses, ce qui dénote une faculté de saut très développée.

et sur la physiologie des individus (réduction et perte d'organes, modifications dans le mode de reproduction, etc.), au point de les rendre méconnaissables après un certain temps. On constate ces altérations chez un nombre important de Crustacés. Les femelles de certains Copépodes parasites des poissons (*Caligus rapax*, *Chondracanthus lophii*, *Sphyrion laevigatum*, *Hamobaphes cyclopterina*, etc. (Lapage, 1951 - 143 sq.) se fixent sur leur hôte après la fécondation et subissent à partir de ce moment des modifications de structure tellement profondes qu'il est impossible de dire si ce sont encore des Crustacés. Seul un examen minutieux, l'observation de l'apparition des larves et surtout la connaissance de leurs mœurs parasitiques, permettent de les identifier; cette détermination est due en grande partie, on le voit, à l'observation du comportement qui se révèle être ici un critère fort utile. Il en va de même pour les mâles parasites de certaines de ces espèces, et particulièrement du *Chondracanthus lophii* qui, de dimensions plus réduites que la femelle vit attaché à la partie postérieure du corps de cette dernière au voisinage des œufs. Cette situation particulière et permanente constitue incontestablement une caractéristique discriminative. Le parasitisme des mâles nains se rencontre d'ailleurs aussi chez les vertébrés: il est connu chez trois espèces de poissons abyssaux (sous-ordre des Cératioïdes): *Photocorynus spiniceps*, *Ceratiias Holbölli* et *Edriolychnus Schmidtii*, dont les mâles peuvent être immédiatement identifiés par ce moyen.

Le parasitisme entraîne également des modifications dans les comportements reproducteurs, comme l'hermaphroditisme, que l'on rencontre chez les douves et la parthénogénèse, caractéristique des tiques. Ces particularités éthologiques s'accompagnent de changements physiologiques profonds, mais constituent au même titre que les altérations morphologiques, des caractéristiques discriminatives apparaissant au niveau du comportement global et peut-être susceptibles d'utilisation en taxonomie.

3° Les associations plante-animal.

Les végétaux constituent non seulement la nourriture mais aussi l'habitat d'un nombre incalculable d'espèces animales et particulièrement des insectes. Le fait est tellement général que les descripteurs ont souvent caractérisé les diverses espèces d'insectes par la végétation électorale ou la plante particulière sur laquelle ils vivent. C'est ainsi que l'on parle de la Piéride du chou (*Pieris brassicae*) de la Vanesse du chardon (*Vanessa cardui*), de la Chrysomèle du cresson (*Phaedon cochleariae*) ou du peuplier (*Melasma populi*), etc. Cette élection écologique résulte d'un grand nombre de facteurs tant mésologiques et génétiques que physiologiques, qu'il ne nous appartient pas d'aborder ici. Notre seul but est d'insister une fois de plus sur le fait que cette élection est un comportement global qui peut être analysé en termes d'actions tropistiques positives et négatives, et qui constitue, par son caractère exclusif, une caracté-

téristique individuelle aussi nette qu'une différence morphologique (1).

Un exemple mettra le fait clairement en évidence.

On connaît, outre le hanneton commun (*melolontha melolontha*) diverses autres espèces de hannetons qui diffèrent entre eux principalement par la taille et la coloration, mais dont certains vivent également sur des essences végétales différentes. C'est ainsi que l'on distingue le hanneton bronzé de la vigne (*Anomala aenea*) et le hanneton vert de la vigne (*Anomala vitis*), le grand hanneton du pin (*Polyphylla fullo*) et le hanneton du seigle (*Anisoplia segetum*). Il est fort probable que si la discrimination entre le hanneton du pin et le hanneton du seigle était établie sur la seule base de la différence de l'association écologique, elle serait aussi fine, du point de vue taxonomique que celle effectivement utilisée et qui repose sur une différence de taille et de coloration.

La valeur de ce critère éventuel de comportement est comparable à celle des critères qui permettent de distinguer les deux espèces de la vigne où, l'essence visitée étant la même dans les deux cas, seules peuvent entrer en ligne de compte des différences d'ordre morphologique.

(1) L. V. Bujeau signale, dans une étude fort intéressante (*La philosophie entomologique de J. H. Fabre*, Presses universitaires de France, 1943), que Fabre lui-même avait proposé de substituer à l'anatomie, comme principe de classification, la nourriture spécifique. « On ne s'est guère occupé des insectes, écrit-il (p. 5-7) que pour les faire entrer dans la classification : c'est commode, il suffit de les rapprocher par leurs caractères structuraux. De leurs mœurs, la classification ne dit pas un mot. Pourtant, quoi de plus vivant que les mœurs ? Mais, dira-t-on, chaque espèce est étiquetée d'une appellation qui la désigne, et ne désigne qu'elle ! En effet, par malheur, nous ne sommes pas plus avancés : si la classification est, pour ainsi parler, un vain jeu de patience, la nomenclature, à son tour, est absurde, la plupart du temps et par suite, stérile. On donne à l'animal des noms savants et barbares, dissimulant mal, dans le repli des syllabes grecques ou latines, une ignorance profonde de la réalité vivante. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, s'il eût été bien renseigné sur les mœurs de l'insecte qu'il dénommait, le savant n'eût pas appelé *Rhynchites betuleti* — Rhynchite du bouleau — le coléoptère qui roule en longs cigares les feuilles de la vigne ! En définitive pourquoi classification et nomenclature ne font-elles point avancer d'un pas notre connaissance de l'insecte ? Parce que l'une et l'autre travaillent sur des cadavres, parce qu'elles ne tiennent pas compte que des détails identiques de structure n'impliquent pas forcément l'identité des mœurs... Ce qu'il nous faut étudier, par conséquent, c'est l'insecte vivant, surpris dans l'« exercice de ses aptitudes » ; nous pourrions peut-être, alors, déterminer un facteur constant pour une même espèce et qui permette de donner à celle-ci une dénomination précise répondant à quelque chose de réel : « Je réclame, dit Fabre, une classification où les aptitudes de l'insecte, son régime, son industrie, ses mœurs, aient le pas sur la forme d'un article antennaire ». Ce facteur invariable, Fabre croit l'avoir trouvé dans le genre de nourriture : « ...L'espèce même peut, dans bien des cas, se déterminer d'après la nature des vivres ». Au lieu de me perdre dans le labyrinthe de mille détails de structure laborieusement notés, mais que leur abondance même rend confus, je considère, par exemple, que le *Sphex* « chasse des Ephippigères », et, avec ces trois mots, le jour aussitôt se fait ; je connais mon *Sphex* sans erreur possible, lui seul ayant le monopole de pareille proie. Pour donner ce vif trait de lumière, que faudrait-il ? observer réellement, et ne pas faire consister l'entomologie en des séries d'insectes embrochés ».

Ce critère de comportement a d'ailleurs été utilisé de façon systématique par Stokes ((1955) qui distingue sur cette seule base deux diptères identiques au point de vue morphologique, mais dont l'un, *Dasyncura viola*, ne se reproduit que sur les espèces de violettes *viola tricolor* et *viola hortensis*, tandis que l'autre (*Dasyncura affinis*) ne se reproduit que sur *viola odorata*.

Si, quittant maintenant le domaine des associations plante-animal on considère d'une façon générale les relations qui existent entre le comportement et la morphologie, on constate que les critères que la taxonomie peut trouver dans l'un et l'autre domaine ont une valeur discriminative sensiblement égale. Quoi de plus normal d'ailleurs, si l'on songe que la morphologie détermine, dans les premiers stades du développement ontogénétique, l'apparition et l'évolution de toutes les formes de conduite caractérisant tel organisme ou tel autre, quel que soit son niveau dans l'échelle animale. Les charançons *Calandra granaria* et *Calandra oryzae* par exemple peuvent être distingués par trois ordres de critères repris dans le tableau ci-après :

ESPÈCES	CRITÈRES MORPHOLOGIQUES	CRITÈRES ÉCOLOGIQUES	CRITÈRES DE COMPORTEMENT
<i>Calandra oryzae</i>	Structures alaires normales	Vit sur le riz.	Vie aérienne. Réactions optomotrices.
<i>Calandra granaria</i>	Légère atrophie alaire. Taille légèrement supérieure.	Vit sur l'orge, le seigle et le maïs.	Incapacité au vol. Vie terrestre. Pas de réactions optomotrices.

Que ces trois ordres de critères semblent également valables n'a rien de bien étonnant si l'on considère leur interdépendance. Celle-ci est surtout marquée entre les critères morphologiques et les critères tirés du comportement : le type de vie aérienne ou terrestre dépend en effet du développement des structures alaires, et détermine à son tour la présence ou l'absence de réactions optomotrices, ces dernières ne pouvant se produire que si l'animal est obligé de lutter contre le déplacement passif dû à l'action du vent. Or seule la vie aérienne expose à ce danger. (Dijkgraaf, 1956 : 511 - Thines, 1957 : 449). Vu la corrélation inéluctable entre la morphologie et le type de comportement il devient indifférent que l'on distingue les deux espèces de charançons en fonction de l'un ou de

l'autre type de critère: le résultat est identique. Les critères écologiques, qui sont également des critères de comportement, semblent à première vue indépendants des deux autres type de critères; ils aboutissent néanmoins à une séparation identique des deux espèces. Le systématicien disposerait donc dans les trois cas d'un moyen de classification possédant une finesse discriminative équivalente.

L'anguille (*Anguilla anguilla*) constitue le seul genre de la famille des Anguillidés (Ordre des Apodes) et comprend quatre espèces principales: l'anguille d'Europe (*Anguilla anguilla*), l'anguille d'Amérique (*A. rostrata*), l'anguille japonaise (*A. japonica*) et l'anguille d'Australie (*A. australis*). Ces quatre espèces sont distinguées d'après leur moyenne vertébrale respective (nombre moyen de vertèbres des différentes populations). Ce critère anatomique est hautement discriminatif en ce qui concerne l'anguille européenne et l'anguille américaine; la première est caractérisée par une moyenne vertébrale d'environ 115, tandis que la moyenne de la seconde n'atteint que ± 107 . Ces deux moyennes ont une variabilité très faible (Bertin, 1951). Le même critère n'aboutit cependant qu'à une distinction beaucoup moins tranchée en ce qui concerne l'anguille européenne et l'anguille japonaise, qui sont considérées, pour cette raison, comme des espèces très voisines.

Si l'on se tourne par ailleurs vers le comportement, on peut aisément distinguer les principales espèces d'anguilles, d'après la différence de distance couverte par celles-ci au cours de leur migration. L'anguille américaine va, comme l'anguille d'Europe, pondre dans la mer des Sargasses, mais le voyage qu'elle accomplit dans ce but est environ trois fois moindre que celui de la première; l'anguille japonaise et l'anguille australienne vont frayer à l'est, respectivement du Japon et de l'Australie, et les voyages qu'elles effectuent sont encore plus courts que ceux de l'anguille américaine (Bertin, 1949: 429).

Ces distinctions spécifiques sont aussi nettes que celles que l'on pourrait obtenir à partir de différences morphologiques tranchées; elles sont d'ailleurs confirmées en théorie par les effets ségrégatifs résultant de l'isolement géographique tels qu'ils sont conçus dans l'hypothèse de Poll (1953) exposée plus haut.

Il n'est pas inutile enfin, de montrer que si les distinctions obtenues au moyen de critères tirés de la morphologie et du comportement peuvent donner, comme le montrent nos exemples, des résultats convergents, il existe des cas où ces mêmes critères se révèlent les uns et les autres également inopérants, ainsi qu'il ressort de l'exemple suivant:

Etudiant les poissons aveugles (Characidae) vivant dans des grottes du Mexique central appartenant toutes à un même système hypogé, Breder et Rasquin (1947) constatèrent de légères différences de pigmentation entre les individus provenant de biotopes différents: Alvarez (1946) avait distingué antérieurement sur cette base, l'*Anoptichthys hubbsi*, originaire de la Cueva de los Sabinos et l'*Anoptichthys antrobius*, originaire de la Cueva del Pachon, ces

deux espèces étant elles-mêmes distinguées, pour la même raison, de l'*Anoptichthys jordani*, originaire de la Cueva Chica et décrit antérieurement par Hubbs et Innes (1936).

Breder et Rasquin (1947) constatèrent également chez ces trois espèces des différences dans les réactions photocinétiques. L'examen comparatif de la pigmentation d'*A. Jordani* et d'*A. Hubbsi* montre que les différences entre les deux espèces sont très faibles; par ailleurs des mesures de la photocinèse d'*A. Jordani* (Thines, 1954), nous ont montré que la variabilité inter-individuelle des résultats était considérable, circonstance ne permettant guère de considérer cette réaction comme un critère fixe. Ni les critères structuraux, ni ceux tirés du comportement ne permettent par conséquent d'établir ici une distinction spécifique tranchée.

4° Les conduites instinctives.

Les conduites instinctives étant innées, peu modifiables par l'apprentissage et stéréotypées dans leur exécution, semblent bien posséder le caractère fondamental de fixité que les taxonomistes exigent de leurs critères. Il ne peut évidemment s'agir ici de fixité spatiale au sens de la taxonomie morphologique, mais de constance dans le mode d'extériorisation du comportement. L'absence complète de modifications importantes que l'on constate d'une génération à l'autre et, dans une même génération, d'un individu à l'autre, dans l'exécution de la plupart des actions instinctives, garantit la valeur de celles-ci comme critères taxonomiques.

Remarquons qu'il ne peut en être ainsi que si l'on donne aux conduites instinctives la signification que leur donnèrent Whitman (1899) et Heinroth (1910) et que leur donnent actuellement les théoriciens de l'éthologie comparative, c'est-à-dire celle d'actions parcellaires stéréotypées et ritualisées.

Ce n'est que dans ce sens que les instincts se prêtent à une analyse qualitative et quantitative précise ainsi qu'au relevé des caractéristiques souvent minutieuses qu'utilisent les systématiciens.

Une étude récente d'Andrew (1956) a montré l'utilité que pouvait avoir en taxonomie la connaissance détaillée d'actions de ce genre. Cet auteur étudia les mouvements intentionnels de vol chez une centaine de Passereaux (Emberizinae, Richmondininae, Carduelinae et Ploceidae). Ce sont principalement des mouvements des ailes et de la queue. Seuls les mouvements de la queue furent observés systématiquement et quantifiés sommairement au point de vue de leur déplacement latéral et de leur amplitude verticale.

L'étude de la forme de la composante verticale permet de distinguer quatre types différents de mouvements intentionnels qui peuvent être considérés comme des critères taxonomiques discriminatifs. Ils permettent en effet de caractériser la sous-famille des Emberizinae, suggèrent que le pinson *Fringilla* est étroitement apparenté aux *Carduelinae*, et enfin, que les Estrildinae constituent un groupe isolé.

Les quatre types de comportements que nous avons considérés

ne constituent qu'un échantillon réduit du registre très étendu des conduites susceptibles de rendre service au systématique en lui fournissant des critères de classification. Si tous ceux qui étudient le comportement animal enrichissent chaque jour la somme des connaissances déjà considérable en ce domaine, il ne reste qu'à souhaiter que les systématiciens se tournent de plus en plus vers cette mine de renseignements, dont ils n'ont fait jusqu'à présent qu'un usage très limité. On pourrait d'ailleurs légitimement se demander pourquoi il en est ainsi, et supposer notamment que, de l'avis des systématiciens, l'étude du comportement serait par sa nature même impropre à fournir des critères valables. Nous avons vu plus haut (1) que Fabre lui-même ne le pensait pas et qu'il estimait même, au moins en ce qui concerne les insectes, que certains comportements caractéristiques permettraient d'établir des critères de classification plus sûrs et plus commodes que les données de l'anatomie.

S'il n'a guère été suivi dans cette voie, c'est à notre sens pour les raisons suivantes :

1° En premier lieu, la facilité relative avec laquelle les insectes se prêtent à l'observation n'existe pas au même degré chez toutes les autres classes d'animaux. S'il est possible d'observer à loisir, au même titre que les insectes, un grand nombre de poissons et d'oiseaux, un nombre considérable d'autres animaux pratiquent un mode de vie et occupent un habitat qui rendent impossible toute observation détaillée et suivie de leur comportement.

2° Historiquement, l'étude systématique du comportement est apparue assez tardivement. Si beaucoup d'entomologistes et d'ornithologistes se livrèrent, dès le milieu du siècle passé, à des observations multiples et minutieuses sur les mœurs des animaux, ils manquèrent la plupart du temps d'hypothèses directrices et se préoccupèrent plus de rechercher la signification philosophique de l'instinct que d'en découvrir les constantes phénoménales.

Ajoutons à ceci l'influence du behaviorisme, qui eut pour effet, au début de ce siècle, en proposant un schéma mécaniste et uniforme applicable en principe à tous les niveaux du comportement, de détourner les psychologues de l'étude des caractéristiques individuelles et concrètes de la conduite animale.

3° Enfin, il est hors de doute que les caractéristiques morphologiques individuelles possèdent aux yeux du classificateur l'avantage d'être des structures typiques d'ordre visuel permettant des comparaisons rapides et relativement faciles entre spécimens fixés. Cette fixité du matériel insistons-y, semble avoir joué un rôle important dans l'orientation prépondérante des techniques taxonomiques vers l'étude de la morphologie. Il est sans nul doute plus simple de comparer l'aspect extérieur de deux spécimens et de soumettre ceux-ci à des mesures diverses, qui sont, remarquons-le bien, des mesures véritables au sens de la métrologie, que de recourir à

(1) Cf. note p. 73.

des observations de comportements qui reposent toujours sur le témoignage plus ou moins autorisé d'un observateur (si prudent que puisse être ce dernier et quelque caractéristiques que puissent être les conduites observées), et qui, en outre, ne sont pas aisément reproductibles.

Certes, il ne saurait être question de prétendre substituer les critères du comportement à ceux qu'a patiemment élaborés la systématique au cours de son développement et qu'elle a d'ailleurs portés à un haut degré de perfection. Si cette tâche n'était pas impossible, elle ne serait même pas souhaitable: outre qu'une comparaison soigneuse des distinctions obtenues par l'application des deux types de critères, montrerait, selon le cas, lequel est le plus indiqué, il est probable que leur utilisation conjointe permettrait de résoudre certains problèmes taxonomiques particulièrement ardues. Le seul objectif que doive donc se proposer en ce domaine la psychologie animale sous ses diverses formes, est de contribuer, dans toute la mesure de ses moyens, à l'œuvre de la systématique, pour mériter d'être considérée dans l'avenir comme une des sciences auxiliaires de la zoologie.

TRAVAUX CITÉS

- ALVAREZ J. (1946). — Revision del genero *Anoptichthys* con descripcion de una especie nueva (Pisc. Characidae). *An. Escuela Nac. Cienc. Biol Mexico*, Vol. IV : 263-282.
- ANDREW R.J. (1956). — Intention movements of flight in certain passerines, and their use in systematics. — *Behaviour*, Vol. X, part 1-2 : 179-204.
- BERTIN L. (1949). — La vie des animaux (Larousse, 2 vol.).
- BERTIN L. (1951). — Les anguilles (Payot, 191 pp.).
- BREder C.M.Jr et Rasquin P. (1947). — Comparative studies in the light sensitivity of blind Characins from a series of mexican caves. — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* Vol. 89 : 323-351.
- DIJKGRAAF S. (1956). — Kompensatorische Augenstielbewegungen und ihre Auslösung bei der Languste (*Palinurus vulgaris*). — *Zeitschr. für vergl. Physiol.* 38 : 491-520.
- FAGE L. (1952). — Etude écologique de la variation des caractères différentiels des espèces et des populations. — *Ann. Soc. Royale Zool. Belg* 83, I : 5-20.
- HEINROTH O. (1910). — Beiträge zur Biologie, insbesondere Psychologie der Anatiden. — *Verh. V internat. Ornithol. Kongr.*
- HUBBS C.L. et INNES W.T. (1936). — The first known blind fish of the family Characidae : a new genus from Mexico. — *Occ. papers mus. zool Univ. Michigan*, n° 342 : 1-7.
- LAPAGE G. (1951). — Parasitic animals (Cambridge Univ. Press 1951, 351 pp.)
- LAURENT R.F. (1953). — Une méthode pour la recherche des meilleurs caractères taxonomiques fournis par les proportions. — *Ann. Soc. Royale Zool. Belg.* 84, II : 271-289.

- POLL M. (1952). — Ségrégation géographique et formation des espèces. — *Ann. Soc. Royale Zool. Belg.* 83, II : 211-224.
- STOKES B. (1955). — Behaviour as a means of identifying two closely-allied species of gall midges. — *Brit. jour. anim. behav.*, Vol. III, n° 4 : 154-157.
- THINES G. (1954). — Etude comparative de la photosensibilité des poissons aveugles *Caecobarbus geertsii* Blgr et *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes. — *Ann. Soc. Royale Zool. Belg.* 85, I : 35-58.
- THINES G. (1957). — Les réactions optomotrices. — *Rev. quest. scient.* 5° série, tome XVIII : 430-454.
- THORPE W.H. (1950). — The concepts of learning and their relation to those of instinct. — *Sym. Soc. Exp. Biol.* IV : 387-408. Cambridge Univ. press.
- THORPE W.H. (1956). — Learning and instinct in animals. (Londres, Methuen, 493 pp.).
- WHITMAN C.O. (1899). — Animal behaviour. — *Biol. lectures in the Marine Biol. laboratory*, Woods Hole, Mass.
-

SUMMARY

of a paper on THE EFFECT OF SOME ANTECEDENT DETERMINANTS
ON THE EMOTIONALITY OF THE RAT AS MEASURED BY THE
OPEN-FIELD TEST read to the Psychology Section of the IUBS at
Brussels, August 1957 by P. L. BROADHURST
(INSTITUTE OF PSYCHIATRY ; UNIVERSITY OF LONDON)

Hall's open-field test of emotionality in the rat has been extensively used in our Animal Psychology Laboratory in a standardized version which was developed from a study of physical stimuli (e.g., noise and light) which elicit the defecation and ambulation responses observed in this test. It is this standardized form of the test which has been used in turn for studying the effects of external influences on the rats' scores, such as their life history and their inherited characteristics. Among such factors, the following had no significant effect in our experiments on defecation scores:

(a) deprivation of form vision from birth until the standard age of testing (100 days),

(b) handling or gentling daily from 56 days of age until tested, and

(c) sexual experience, including parturition and suckling a litter in females, before testing.

The ambulation scores were, however, significantly increased by sexual experience. This effect was observed in both sexes, and is attributable in females to the experience of suckling a litter. Defecation was reduced significantly by :

(e) previous experience of the same test at an early age, though this effect is confined to young rats (50 days old) and is not seen in older ones.

Both the defecation and the ambulation scores were affected by :

(f) strain differences, as was seen in a study of five pure-bred strains of different coat colours, which, together with a selective breeding study of emotionality now at the seventh generation, provides a basis for a genetical analysis of this behavioural trait in the rat.

REFERENCES

- HALL, C.S. — Emotional behavior in the rat : I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. — *J. comp. Psychol.*, 1934, 18, 385-403.
- BROADHURST, P.L. — Determinants of emotionality in the rat : I. Situational factors. — *Brit. J. Psychol.*, 1957, 48, 1-12.
- BROADHURST, P.L. — Determinants of emotionality in the rat : II. Antecedent factors. — *Brit. J. Psychol.*, 1958, 49, 12-20.
- BROADHURST, P.L. — Determinants of emotionality in the rat : III. Strain differences. — *J. comp. physiol. Psychol.*, 1958, 51, 55-59.
-

ACTION ANTAGONISTE DE LA CHLORPROMAZINE ET DE L'AMPHÉTAMINE SUR LE CONDITIONNEMENT DE FUITE CHEZ LE RAT

par CARDO B., Bordeaux

I. — INTRODUCTION

L'étude pharmacodynamique du conditionnement commencée par Pavlov et ses collaborateurs, et développée surtout depuis la découverte ou la synthèse de substances excitantes ou au contraire tranquilisantes, a permis de montrer que le réflexe conditionnel est sensible à certaines substances chimiques. C'est le cas en particulier de la chlorpromazine et de l'amphétamine dextrogyre (maxiton).

Il est connu que la chlorpromazine perturbe le conditionnement. Citons les travaux de M^{me} Courvoisier sur le conditionnement de fuite chez le rat (4-5), le travail de M. Malméjac sur le conditionnement salivaire (15), ainsi que ceux de Floru sur les réflexes conditionnels alimentaires (10), de Jacobsen sur un réflexe conditionnel de fuite (13), de Votova sur des réflexes conditionnels divers (22), d'Old sur un réflexe conditionnel établi par self-stimulation de certains noyaux hypothalamiques et paléocorticaux (18), de Rutledge et Doty sur un réflexe conditionnel par stimulation corticale directe (20), de Mirsky sur l'extinction d'un réflexe conditionnel ((16). Tous ces auteurs reconnaissent le rôle perturbateur de la chlorpromazine sur le conditionnement.

En ce qui concerne l'amphétamine, certains résultats bien que moins spectaculaires méritent d'être mentionnés.

Plane et Bogaert ont noté une augmentation de la performance d'un réflexe conditionnel salivaire chez le chien (19). Wentink a noté également une augmentation du nombre des réponses lors d'un conditionnement dans une boîte de Skinner (24).

L'ensemble de ces résultats pouvait laisser supposer une action

antagoniste des deux substances, vis-à-vis d'un réflexe conditionnel, antagonisme qui trouverait une explication relativement satisfaisante dans certaines théories récentes faisant intervenir la formation réticulée comme un lieu d'intégration biochimique sensible à l'action de ces drogues. C'est pourquoi nous sommes attachés depuis quelques mois à l'étude de l'antagonisme de ces substances sur un réflexe conditionnel. C'est le résultat de nos premières expériences que nous voudrions vous communiquer aujourd'hui.

II. — CONDUITE DE L'EXPÉRIENCE

1° *Conditionnement*. — Un réflexe conditionnel de fuite a été élaboré chez 10 rats albinos (8 mâles et 2 femelles) âgés de 4 à 6 mois. L'appareil utilisé, dérivé de celui de Warner (23), comprend deux grilles électrisées alternativement, et séparées par une barrière elle-même électrisée. Un microphone, placé au-dessus de chacune des grilles, peut émettre des sons purs, d'intensité, de fréquence et de durée variables. Les paramètres utilisés dans la présente expérience sont les suivants :

Stimulation électrique des grilles (stimulation inconditionnelle. 50-70 volts. Durée : 4 secondes.

Stimulation auditive (stimulation conditionnelle). 90 dbs. 700 c/s. Durée : 2 secondes.

Intervalle séparant la fin de la stimulation conditionnelle du début de la stimulation inconditionnelle : 0 seconde. L'animal doit donc sauter pendant l'émission du son, afin de ne pas recevoir de renforcement. Chaque animal était soumis chaque jour, à deux séances de 25 essais chacune.

Les expériences de conditionnement ont été poursuivies jusqu'à ce que la performance individuelle des animaux atteigne 80 %. La stabilité du réflexe conditionnel ainsi élaboré a été vérifiée pendant toute la durée des expériences.

2° *Action de la Chlorpromazine seule*. — Dès que le critère de 80 % a été atteint, après un dernier contrôle de la performance normale, les perturbations du conditionnement sous chlorpromazine ont été étudiées sur dix animaux.

Le produit a toujours été injecté par voie intrapéritonéale (suppression du léchage et absence de gêne de la marche). Le contrôle débutait 15 secondes après l'injection et était poursuivi pendant 5 à 8 heures à raison de deux contrôles par heure. Chaque contrôle consistait à soumettre l'animal à dix essais en utilisant les mêmes paramètres que ceux précédemment définis. Des variations individuelles importantes sont apparues en utilisant toujours la même dose de produit. Aussi les animaux ont-ils subi plusieurs contrôles du réflexe conditionnel sous chlorpromazine, en utilisant des doses croissantes, afin de rechercher le seuil de réaction caractéristique. Les doses utilisées dans la présente expérience vont de 1,5 mg/kg à 5 mg/kg.

3° *Action de l'amphétamine dextrogyre seule.* — L'étude de ce produit n'a pas été poussée si loin que celle de la chlorpromazine pour des raisons qui seront exposées ultérieurement. Toutefois, quatre animaux ont subi des injections intrapéritonéales d'amphétamine dextrogyre à raison de 0,5 mg/kg. Le contrôle expérimental a été le même que celui utilisé pour la chlorpromazine.

4° *Actions conjuguées de la chlorpromazine et de l'amphétamine.* — Deux types d'expériences ont été provoqués.

- a) Recherche d'une action préventive éventuelle de l'amphétamine sur l'action de la chlorpromazine (trois animaux). A cet effet une dose de 1 mg/kg de maxiton était injectée, toujours par voie intrapéritonéale; une demi-heure plus tard la dose convenable de chlorpromazine était administrée. Le contrôle expérimental habituel était alors appliqué.
- b) Recherche d'une action curative de l'amphétamine sur la chlorpromazine (dix animaux). Dans ce second cas, le maxiton n'était administré que quand la chute, due à l'action de la chlorpromazine atteignait son maximum. C'était donc au cours du contrôle expérimental que l'amphétamine était injectée. Le temps séparant les deux injections variait de 1 h. 30 à 5 heures, c'est-à-dire que l'administration du maxiton avait toujours lieu pendant l'action optima de la chlorpromazine.

III. — RÉSULTATS

1° *Action de la Chlorpromazine seule.* — Sous réserve de quelques détails, il est certain, comme cela avait été déjà mis en évidence par de nombreux auteurs, qu'un réflexe conditionnel est très sérieusement perturbé par la chlorpromazine.

Tableau 1. — Le tableau 1 résume les performances individuelles normales et sous chlorpromazine.

Les moyennes générales pour l'échantillon des dix rats s'établissent à 78,95 % pour un conditionnement normal et à 25,81 % pour un conditionnement sous chlorpromazine.

Courbe 1. — La courbe 1 est encore plus instructive. Chaque point de la courbe représente la performance moyenne des dix animaux; le premier point représente la moyenne des performances avant l'injection.

Les deux lignes horizontales en pointillé correspondent au niveau moyen de performance respectivement du réflexe conditionnel (ligne inférieure) et du réflexe inconditionnel (ligne supérieure), ce dernier étant la réaction de fuite au choc électrique. La ligne brisée supérieure donne la perturbation du réflexe inconditionnel qui, à l'état normal, demeure à 100 %.

La différence entre le réflexe inconditionnel et le réflexe conditionnel sous chlorpromazine indique donc bien que ce dernier est beaucoup plus sensible au produit que le réflexe inconditionnel.

<i>RATS :</i>	<i>Performance après stabilisation du conditionnement</i>	<i>Performance après CHLORPROMAZINE</i>	<i>Doses injectées en mg / Kg .</i>
AF 5	90 %	18,2 %	3 mg.
AM 12	78 %	39,4 %	3-5 mg.
AF 21	72,4 %	30,5 %	3 mg.
AM 24	79,6 %	17,9 %	2-3mg.
AM 42	79,2 %	10,9 %	2 mg.
AM 43	79,6 %	16,7 %	3mg.
AM 48	74,4 %	12,5 %	2 mg.
AM 49	79,7 %	36,4 %	1,5-3 mg.
AM 50	78 %	31,5 %	4 mg.
AM 51	78,6 %	44,1 %	5mg.
moyennes générales	78,95 %	25,81 %	

TABLEAU 1

Action de la CHLORPROMAZINE (1,5-5 mg/Kg)
sur un conditionnement de fuite .

MOYENNES DES PERFORMANCES INDIVIDUELLES .

SC : Son pur 90 dbs . 700 c/s. Durée , 2 secondes

si : Choc électrique . 50-70 volts Durée : 4 secondes

Intervalle : 0 seconde

(Voie intrapéritonéale)

MOYENNES CALCULEES
SUR 10 ANIMAUX.

COURBE 1 Niveau moyen de performance d'un conditionnement de fuite sous CHLORPROMAZINE (4.5 - 5 mg./kg. i.p.)

Légende :

- Performance moyenne
du RC sans conditionnement
- Performance moyenne
du RC normal.
- Performance moyenne
du RC sous chlorpromazine.
- Performance moyenne
du RC normal.

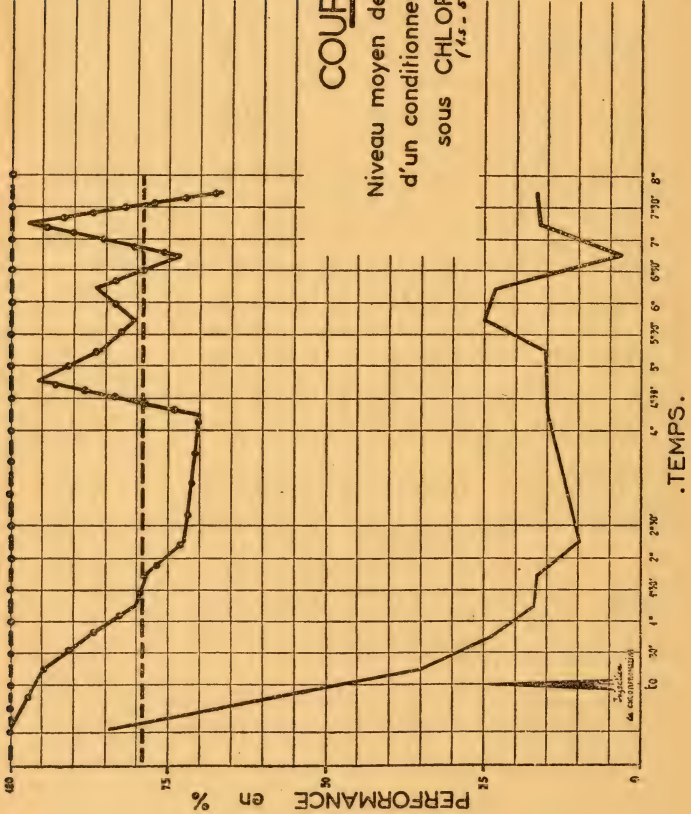


Tableau 2. — Le tableau 2 permet de préciser cette action de la drogue sur le réflexe inconditionnel. Cette action bien que faible demeure significative si l'on considère que la performance de 100 % n'est soumise à aucune variation en conditionnement normal. De plus il faut signaler l'importance des variations individuelles dans

<i>RATS :</i>	<i>Performance du réflexe inconditionnel normal</i>	<i>Performance du Ri. après CHLORPROMAZINE.</i>	<i>Doses injectées en mg/Kg.</i>
AF 5	100 %	55,3 %	3 mg.
AM 12	100 %	94,1 %	3-5 mg.
AF 21	100 %	93,8 %	3 mg.
AM 24	100 %	67,5 %	2-3 mg.
AM 42	100 %	90 %	2 mg.
AM 43	100 %	94,7 %	3 mg.
AM 48	100 %	98,5 %	2 mg.
AM 49	100 %	90,7 %	1,5-3 mg.
AM 50	100 %	95,3 %	4 mg.
AM 51	100 %	94,4 %	5 mg.
moyennes générales	100 %	87,4 %	

TABLEAU 2

Action de la CHLORPROMAZINE (1,5-5 mg/Kg)
sur un réflexe inconditionnel de fuite.

ce domaine: deux animaux sur dix présentaient des réflexes inconditionnels particulièrement sensibles à la chlorpromazine: AF5 et AM24. Ce sont les performances de ces deux rats qui perturbent le plus la moyenne générale (87,4), toutes les autres performances restant supérieures à 90 %.

Le comportement des animaux sous chlorpromazine attire les remarques suivantes:

Nous n'avons pas retrouvé le comportement d'exploration signalé par M^{me} Courvoisier (5). Cet auteur signalait que les animaux ayant reçu une injection de chlorpromazine exploraient la cage de conditionnement comme des animaux vierges de toute expérience. On pouvait alors penser que la drogue créait une sorte de lobotomie pharmacodynamique, puisque les animaux se comportaient comme des rats lobotomisés. Sreb et Smith (21) ont en effet montré en 1955 que des rats qui avaient été primitivement conditionnés à s'accroupir avant un choc électrique, perdaient ce type de comportement après lobotomie et « exploraient » la cage comme des rats n'ayant jamais été conditionnés.

Nous n'avons rien trouvé de tel (100 % des cas). Nos animaux sous chlorpromazine ont manifesté les mêmes signes de peur: accroupissement, aucune exploration, queue flasque, cris..., que lorsqu'ils n'ont pas reçu d'injection. Toutefois, la défécation, normale chez l'animal non traité lorsqu'on l'introduit dans la cage expérimentale, disparaît toujours chez l'animal traité (85 % des cas).

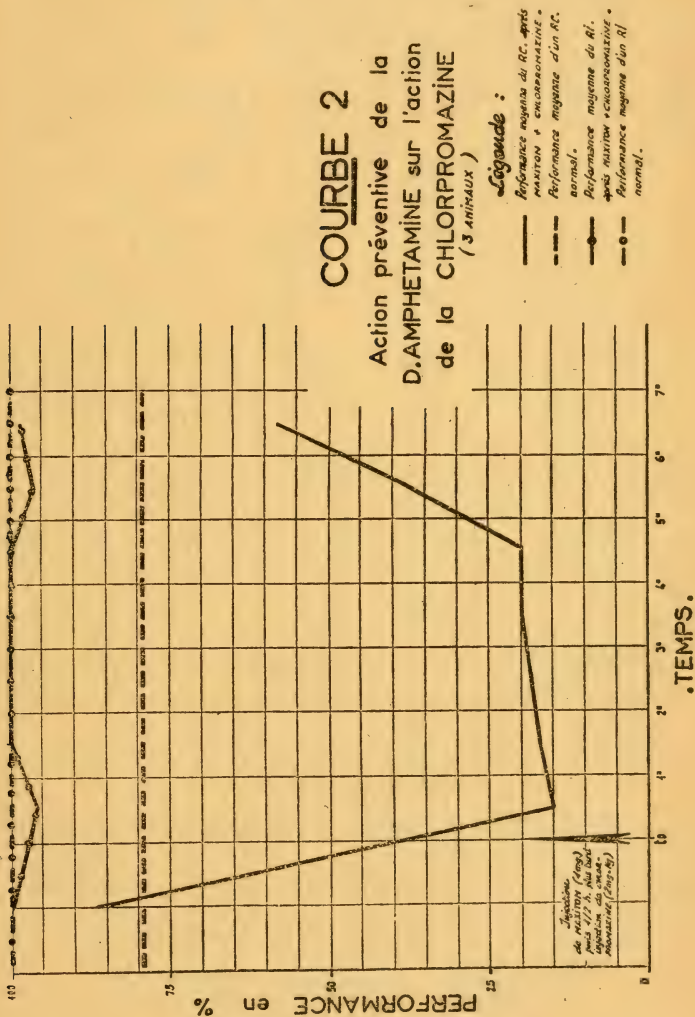
Nous nous sommes d'autre part demandé si la perturbation due à la chlorpromazine n'était pas le résultat de l'augmentation du temps de latence entre la stimulation conditionnelle et la réponse conditionnelle. En effet, Floru et ses collaborateurs ont trouvé une augmentation du temps de latence d'un réflexe conditionnel salivaire chez le chien (10).

Une réponse négative semble devoir être fournie à cette question, car le rat sous chlorpromazine n'esquisse aucun mouvement de fuite à l'audition du son; ce mouvement de fuite n'apparaît qu'au choc électrique. Tout se passe comme si le son avait perdu toute signification, comme si cette signification n'était plus transmise.

2° Action de l'amphétamine seule. — Nous n'avons entrepris aucune recherche systématique sur l'action de l'amphétamine seule sur le conditionnement de fuite. En effet, si on tient compte des travaux antérieurs sur cette question, on doit s'attendre à une augmentation de la performance sous l'influence de cette drogue. Or, étant donné que la performance normale atteint ou même dépasse pour certains animaux 80 %, étant donné qu'elle ne saurait d'autre part dépasser 100 %, toute recherche en ce domaine risquait d'apporter des résultats peu concluants.

Toutefois nous avons entrepris une expérience de ce type, sur quatre animaux. La performance après maxiton s'établit ainsi: 80,2. Cette valeur ne diffère pas significativement de la performance moyenne des animaux normaux (78,95). Nous ne pouvons donc actuellement rien conclure, sur l'action de l'amphétamine.

3° Action conjuguée de la chlorpromazine et de l'amphétamine sur le conditionnement de fuite : 2 cas ont été distingués.



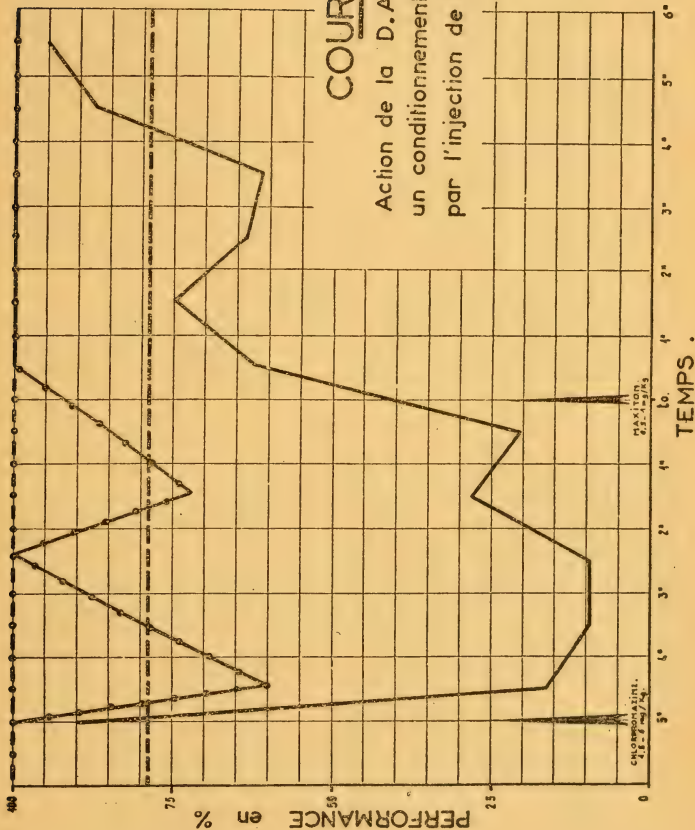
<i>RATS :</i>	<i>Dose de CHLORPROMAZINE mg / Kg</i>	<i>Performance moyenne</i>	<i>Dose de D. AMPHETAMINE mg / Kg</i>	<i>Performance moyenne</i>
AF 5	3 mg.	10 %	1mg.	90 %
AM 12	5 mg.	58 %	0,5 mg.	74 %
AF 21	3mg.	30 %	1mg.	71,4 %
AM 24	2 mg.	0 %	1mg.	81 %
AM 42	2 mg.	15 %	1mg.	67 %
AM 43	2 mg.	46 %	0,5 mg.	90 %
AM 48	2 mg.	12,5 %	0,5 mg.	54,3 %
AM 49	1,5 mg.	13,3 %	1 mg.	90 %
AM 50	4 mg.	25 %	1 mg.	68,7 %
AM 51	5 mg.	24 %	1 mg.	67,1 %
moyennes générales		23,38 %		75,35 %

TABLEAU 3

Action de la D. AMPHETAMINE (MAXITON)
sur un conditionnement de fuite perturbé
par la CHLORPROMAZINE

MOYENNES DES PERFORMANCES INDIVIDUELLES
(Voie intrapéritoneale)

MOYENNES CALCULEES
SUR 40 ANIMAUX.



a) *action préventive du maxiton.* — Aucune action préventive nette n'a pu être mise en évidence (Il est vrai que seuls 3 animaux ont subi cette épreuve). Après injection d'amphétamine, la chlorpromazine entraîne une perturbation du conditionnement identique à celle obtenue avec la chlorpromazine seule.

b) *action curative du maxiton.* — 10 animaux ont subi cette épreuve (certains l'ont subie plusieurs fois). Les résultats sont extrêmement nets, et même souvent spectaculaires. Le tableau 3 résume ces résultats individuels.

La courbe 3 résume les résultats du tableau. Chaque point calculé est la moyenne des 10 animaux. La partie gauche de la courbe indique la performance moyenne sous chlorpromazine, la partie droite de performance moyenne après injection de maxiton.

Il faut ajouter que l'action de l'amphétamine est généralement très rapide. 7 animaux sur 10 ont retrouvé leur performance normale 30 minutes au plus tard après l'injection. Les 3 autres rats réagissent plus lentement entre 1 heure et 2 heures après l'administration de maxiton.

Si l'on compare les performances moyennes normales et après injection de maxiton, on arrive à des résultats semblables :

Conditionnement normal 78,95

Conditionnement perturbé par la chlorpromazine puis rétabli par le maxiton 75,35

Nous n'avons enfin constaté aucune nouvelle baisse de la performance lors des contrôles successifs pendant les 5 heures qui suivent l'administration d'amphétamine.

CONCLUSIONS

Quelles conclusions pouvons-nous dégager de l'exposé précédent ? Deux faits semble-t-il peuvent être retenus :

1° En ce qui concerne l'action de la chlorpromazine seule sur le réflexe conditionnel, nous ne saurions qu'apporter une confirmation supplémentaire à un fait bien établi par de nombreux auteurs. Aussi n'insisterons-nous pas sur ce point. Un problème plus important et plus discuté est posé par le mode d'action de cette drogue. Nous n'avons certes pas la prétention dans le cadre de ce modeste travail de répondre à cette question. Toutefois quelques remarques préliminaires peuvent être formulées.

a) L'animal sous l'influence de la drogue présente les mêmes signes extérieurs de crainte lorsqu'il est introduit dans l'appareil que l'animal normal (défécation exceptée).

b) Pour un animal sous chlorpromazine le stimulus conditionnel (son) a perdu toute signification.

Donc puisque simultanément la signification du stimulus conditionnel disparaît alors que la crainte demeure, la perturbation ne

semble porter que sur la transmission ou le transfert de cette signification.

2° Un second point semble à nos yeux digne d'attention, c'est l'antagonisme de l'amphétamine et de la chlorpromazine vis-à-vis d'un réflexe conditionnel de fuite.

Nous ne pouvons que rappeler ici que cet antagonisme au niveau du comportement est parallèle à celui trouvé au niveau des enregistrements corticographiques par certains auteurs. Dell et ses collaborateurs en particulier ont retrouvé cette action opposée de l'amphétamine et de la chlorpromazine, sur les réactions d'activation de la réticulée, le maxiton entraînant un réveil cortical semblable à celui obtenu par l'adrénaline (11), la chlorpromazine au contraire supprimant les effets de l'adrénaline et déprimant les réponses de la réticulée aux excitations sensorielles et nociceptives (12).

Ce parallélisme d'action sur le plan électrophysiologique et sur celui du conditionnement nous inciterait à penser que la disparition du réflexe conditionnel résulte bien de l'inhibition de la formation réticulée par la chlorpromazine.

Nous ne saurions toutefois terminer sans préciser que ce ne sont là que des hypothèses, et nous ne saurions espérer sur la base d'une expérience si limitée dépasser le stade qui consistait à les formuler.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1. BONVALLET, DELL et HUGUELIN. — *J. de Physiologie*, n° 46, 1954, p. 262.
2. BOVET et LONGO. — *Rapport au XX^e Congrès de physiologie de Bruxelles* : 1956, I, p. 306.
3. BRADLEY and ELKES. — *J. of Physiology*, n° 120, 1953, p. 13.
4. COURVOISIER, FOURNEL, DUCROT, KOLSKY et KOETSCHET. — *Archives internationales de pharmacodynamie et de thérapie*, Janvier 1953, p. 305.
5. COURVOISIER. — *Colloque international sur la Chlorpromazine*, 1955, p. 948.
6. DECOURT. — *Revue de pathologie générale et comparée*, 1953, n° 653, p. 96.
7. DELL, BONVALLET et HUGUELIN. — *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, Novembre 1954, 4, p. 599.
8. DELL et BONVALLET. — *Rapport au XX^e Congrès de physiologie de Bruxelles*, 1956, I, p. 286.
9. ELKES, ELKES and BRADLEY. — *J. of Mental Science*, Janvier 1954, n° 418, p. 125.
10. FLORU, HERTEANU, STERESCU, VOLANSCHI et POPESCU. — *Communications au XX^e Congrès de physiologie de Bruxelles*, 1956, p. 297.
11. HIEBEL, BONVALLET, HUVÉ et DELL. — *Semaine des hôpitaux de Paris*, Mai 1954, 29, p. 1880.
12. HIEBEL, BONVALLET et DELL. — *Semaine des hôpitaux de Paris*, Juin 1954, 37, p. 2346.

13. JACOBSEN and SONNE. — *Communications au XX^e Congrès de physiologie de Bruxelles*, 1956, p. 467.
 14. LONGO, VON BERGER and BOVET. — *J. of Pharmacology and Exp. therapeutics*, May 1954, 1, p. 349.
 15. MALMEJAC ET PLANE. — *Communication au XX^e Congrès de physiologie de Bruxelles*, 1956, p. 606.
 16. MIRSKY. — *Neuropharmacology*, 1955, p. 39.
 17. MONROE, HEATH, MICKLE and MILLER. — *Annals of the New York Academy of Sciences*, April 1955, 61, p. 56.
 18. OLD, KILLAM, BACH-Y-RITA. — *Science*, August 1956, 3215, p. 265.
 19. PLANE et BOGAERT. — *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 24 juillet 1952.
 20. RUTLEDGE and DOTY. — *American physiological society*, April 1955, 14, p. 126.
 21. STREB and SMITH. — *J. of Comp. and physiological psychology*, 1955, n° 2, p. 126.
 22. VOTOVA et VANECEK. — *Communication au XX^e Congrès de physiologie de Bruxelles*, 1956, p. 937.
 23. WARNER. — *J. of gen. psychology*, 1932.
 24. WENTINK. — *J. of Exp. Psychology*, 1938, 22, p. 150.
 25. GASTAUT. — *Conditionnement et réactivité en électroencéphalographie*. Masson, 1957
-

COMPORTEMENTS TROPISTIQUES DE MONSTRES PLANAIRES

par N. BONAVENTURE

*Laboratoire de Psychologie Animale, Faculté des Sciences,
Strasbourg*

1. Buts du présent travail.

Il y a fort longtemps que l'on connaît la possibilité immense de régénération des Planaires et nombreux sont les auteurs qui se sont penchés sur ce problème; ils ont créé des régénérats monstrueux extrêmement variés, et depuis Child ont étudié le mécanisme de la régénération à partir de cellules indifférenciées, à forte potentialité, les néoblastes, qui migrent vers les régions blessées et se différencient en tissus pour reconstituer les parties lésées. A cause de l'analogie de ces phénomènes avec ceux qu'étudie l'embryologie, les biologistes ont examiné essentiellement l'histogénèse et la morphologie des régénérats, et se sont fort peu occupés de leur comportement; nous ne connaissons qu'un seul auteur, H. Bock, qui, en 1930, a observé certains aspects de leur phototropisme. Cet auteur a montré qu'il y a toujours prédominance au moins temporaire de l'une des têtes chez des monstres bifides, malgré la bipolarité directionnelle de ces régénérats. Commencant à notre tour une étude systématique du comportement des régénérats monstrueux de Planaires, notre idée a été de nous servir de la remarquable plasticité de ces animaux pour essayer de découvrir certains aspects du déterminisme des comportements tropistiques non observables chez les animaux normaux.

2. Obtention des monstres.

Jusqu'à présent nous n'avons étudié que les comportements de deux sortes de régénérats: les monstres bifides et les hétéromorphoses (fig. 1). Pour obtenir les monstres bifides, on coupe longitudinalement les Planaires normales (*Planaria lugubris* O. Sch.) entre les

deux yeux, jusqu'au pharynx. Vingt-quatre heures après l'opération, on les recoupe au même endroit pour éviter que la blessure se cicatrise. On conserve ces Planaires au frais et à l'ombre; on ne les met en expérience qu'au moins trois semaines après l'opération, car le système nerveux n'est régénéré complètement qu'après vingt et un jours (Lender).

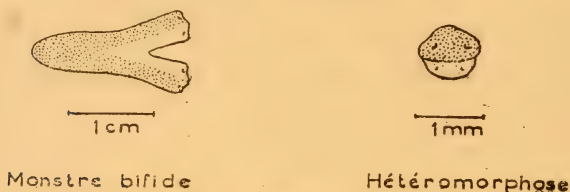


Fig. I

Monstre bifide. Hétéromorphose.

Les hétéromorphoses de Planaires sont des monstres que l'on obtient en coupant les têtes de ces animaux juste derrière les yeux et en les conservant également au frais et à l'ombre. Au bout de huit jours et dans cinquante pour cent des cas environ, une deuxième tête régénère en sens opposé.

3. Appareillage.

Les techniques employées dans l'étude du galvanotropisme des monstres sont essentiellement celles qu'a décrites G. Viaud pour observer les réactions galvanotropiques des Planaires ainsi que pour mesurer leur anisotropie électrique. Le montage classique pour l'étude du galvanotropisme se compose d'une batterie d'accumulateurs, d'une résistance variable, d'un galvanomètre, d'un inverseur de courant et d'une cuve à électrodes impolarisables. L'anisotropie électrique est mesurée par la différence des valeurs de la conductance en sens homodrome et en sens antidrome. On fait cinq mesures dans chaque sens par animal.

Pour l'étude du phototropisme nous avons employé un faisceau de rayons parallèles de lumière blanche qui éclaire une cuve de verre à faces parallèles dans laquelle nagent ou rampent les animaux. La cuve est placée sur une platine réfrigérante où passe un courant d'eau qui maintient la température de la cuve au voisinage du thermopréférendum des Planaires (17°). On peut interposer des filtres de couleur entre la source de lumière et la cuve. On se sert en particulier d'un filtre rouge pour obtenir du phototropisme positif, les Planaires étant généralement lucifuges en lumière blanche ou avec des ondes courtes. Un deuxième système d'éclairage, analogue au premier, donne un faisceau de rayons parallèles qui coupe

le premier à angle droit dans la cuve et permet d'éclairer les animaux simultanément ou alternativement avec les deux sources. On observe les animaux à la loupe binoculaire.

4. Résultats.

I. — Galvanotropisme

a) Monstres bifides:

Les monstres bifides sont cathodiques comme les Planaires normales. Mis préalablement en position homodrome (tête vers la cathode) ou en position transverse, tous les monstres nagent vers la cathode; mais en position antidrome (têtes vers l'anode) il faut distinguer deux cas:

1° Les monstres dont une seule tête dirige la locomotion se retournent vers la cathode comme des Planaires normales. La tête subordonnée n'est pas toujours dirigée vers la cathode; elle se laisse traîner et de ce fait est orientée vers l'anode; l'entraînement est essentiellement mécanique (fig. 2).



Fig. 2

Monstre bifide, ayant une tête directrice, soumis à l'action d'un courant galvanique, en position homodrome.

2° Lorsque les deux têtes sont directrices, elles essaient toutes les deux de se retourner vers l'extérieur de leur corps pour s'orienter vers la cathode. Le plus souvent leur partie commune se déchire. Les deux têtes semblent donc être totalement indépendantes. Pourtant au bout d'un certain temps, le monstre bifide relève ses têtes dans le plan vertical pour essayer de se retourner. Dans un seul cas, il est arrivé à se retourner entièrement sur le dos (ce qui prouverait que l'orientation cathodique est une tendance plus forte que le thigmotropisme ventral de la Planaire ou répulsion à être couchée sur le dos (Pearl, 1903). Mais généralement après quelques efforts infructueux il se pelotonne sur un côté et ne bouge plus. (Fig. 3).

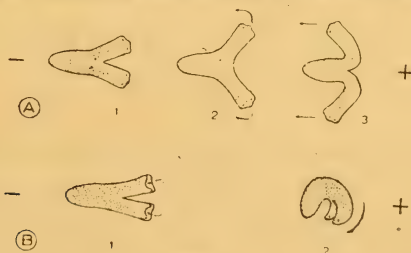


Fig. 3

Monstre bifide ayant deux têtes directrices, soumis à l'action d'un courant galvanique, en position antidrome.

Des mesures de conductance ont montré :

a) Que les monstres, tout comme les Planaires normales, présentent une anisotropie de conduction électrique (conductance en sens homodrome plus grande qu'en sens antidrome), et que cette anisotropie varie en fonction de leur taille (même ordre de grandeur que l'anisotropie des Planaires normales (Viaud, 1952). (Voir tableau I).

Tableau I.

Taille (mm)	Anisotropie des Planaires normales ($\mu\text{ho} \times 10^{-6}$).	Anisotropie des monstres bifides ($\mu\text{ho} \times 10^{-6}$).
5 - 6	0,11	0,10 $\sigma_{\bar{x}} = 0,009$
7 - 8	0,14	0,14 0,07
9 - 10	0,28	0,19 0,10
11 - 12	0,34	0,33 0,10

Fig. 4

Tableau I. Variation de l'anisotropie électrique des monstres doubles en fonction de leur taille.

b) Que l'anisotropie électrique est plus grande entre la tête directrice, quand il y en a une, et la queue qu'entre la tête subordonnée et la queue. Mais elle est à peu près équivalente entre chaque tête et la partie postérieure chez les Planaires dont les deux têtes sont directrices. (Voir tableau II).

Tableau II

Taille (mm)	2 têtes directrices		1 tête directrice 1 tête subordonnée.	
	Anisotropie ($\mu\text{ho} \times 10^{-6}$)		Anisotropie ($\mu\text{ho} \times 10^{-6}$).	
			Tête directr. Tête subord.	
5	0,07	0,05	0,10	- 0,09
6	0,12	0,14	0,15	- 0,02
7	0,15	0,15	0,15	0,06
10	0,17	0,20	0,20	0,01
12	0,33	0,26	0,36	- 0,01

Nota: Les valeurs affectées du signe négatif indiquent des anisotropies inverses par rapport à l'anisotropie normale.

Fig. 5

Tableau II. Anisotropie électrique des deux catégories de monstres bifides.

Ces mesures permettent d'expliquer le déterminisme du comportement galvanotropique de ces deux catégories de monstres: selon Viaud, le sens des réactions galvanotropiques est déterminé fondamentalement par une anisotropie électrique des tissus de l'or-

ganisme, ceux-ci conduisant mieux le courant en sens homodrome qu'en sens antidrome. Donc quand l'anisotropie de conduction est la même entre chaque tête et la queue, il y a un conflit entre les deux moitiés qui tendent toutes deux à diriger l'animal entier. Au contraire quand l'anisotropie de conduction est plus élevée pour une des têtes, celle-ci prend facilement la direction et l'autre suit passivement. Ainsi, nos observations s'accordent avec les conclusions de Viaud.

Nous allons voir que l'anisotropie électrique est également le facteur fondamental qui détermine l'orientation galvanotropique chez les hétéromorphoses des Planaires.

b) *Hétéromorphoses.*

Nous avons suivi les différents aspects du comportement galvanotropique de ces monstres à partir du jour de l'opération jusqu'à la régénération complète d'une hétéromorphose dont la deuxième tête est bien différenciée. Nous avons pu définir trois stades pendant cette régénération :

Premier stade : Les deux premiers jours, la plupart des segments coupés ne réagissent pas galvanotropiquement dans le courant, lequel ne provoque que des oscillations non orientées. Nous avons fait des mesures de conductance à l'aide de très fines électrodes sur 32 de ces segments — 5 mesures par animal —. Un traitement statistique de nos résultats a montré que le courant ne passe pas mieux en sens homodrome qu'en sens antidrome, et que la différence de conductance en sens homodrome et en sens antidrome n'est pas significative :

en moyenne: $C_{\text{homo}} = 0,42 \times 10^{-6} \text{ mho } (\sigma = 0,09)$

$C_{\text{anti}} = 0,41 \times 10^{-6} \text{ mho } (\sigma = 0,09)$

Il est compréhensible alors qu'un tel segment de Planaire qui ne possède pas d'anisotropie électrique, ne présente pas non plus de galvanotropisme cathodique.

Deuxième stade : Du troisième au dixième jour environ, le segment de Planaire effectue des mouvements de manège quelle que soit la position du segment dans le sens du courant. Ces mouvements de manège ne conduisent l'animal dans aucune direction définie. Un tel comportement nous paraît actuellement difficile à expliquer.

Troisième stade : Quand les yeux sont bien régénérés et pour une intensité de courant suffisante, l'hétéromorphose se met en position transverse. Les deux têtes essayent de s'orienter vers la cathode, mais l'animal se contracte et reste fixé transversalement dans la cuve (fig. 6). Sur vingt Planaires, 5 mesures par animal, nous avons mesuré la conductance en sens homodrome et en sens antidrome dans la tête ancienne et dans la tête régénérée.



Fig. 6

Galvanotropisme des hétéromorphoses ; 3^e stade. Orientation en fer à cheval.

Un calcul statistique, significatif au seuil de probabilité de 5 %, montre qu'il existe une anisotropie électrique dans chacune des têtes :

Tableau III.

Tête ancienne	C homo = $0,40 \times 10^{-6}$ mho	$\sigma_{\bar{x}} = 0,1$
	C anti = $0,31 \times 10^{-6}$ mho	0,10
Tête régénérée	C homo = $0,38 \times 10^{-6}$ mho	0,10
	C anti = $0,30 \times 10^{-6}$ mho	0,13

Fig. 7

Tableau III. Anisotropie électrique des deux têtes des hétéromorphoses.

Mais les différences de conductance dans les deux têtes entre le sens homodrome et le sens antidrome ne sont pas significatives. On a donc affaire à deux anisotropies électriques de sens opposé dont la résultante est nulle. Cela explique le fait que l'hétéromorphose reste transversalement dans le courant bien que chaque tête tende de prendre une orientation cathodique.

Remarque. — Viaud a montré que l'anisotropie électrique décroît linéairement en fonction de la taille et tend vers zéro pour une Planaire normale de 2 mm. Une hétéromorphose qui mesure entre 0,5 et 1,5 mm ne devrait plus présenter d'anisotropie électrique ; c'est le cas des segments de Planaires opérés de la veille. Les hétéromorphoses qui ne sont guère plus grandes, présentent cependant une double anisotropie électrique. Ces résultats semblent contradictoires mais ce n'est peut-être qu'une apparence : la région coupée est une région particulière où affluent entre quatre et cinq jours des néoblastes dispersés auparavant dans tout le segment et qui migrent vers la blessure pour former un blastème de régénération ; il est très vraisemblable que, dans cette région, des phénomènes électriques particulièrement intenses se produisent, ce qui expliquerait l'anisotropie anormale observée dans les hétéromorphoses.

II. — Phototropisme

Nous avons été frappé par l'analogie que l'observation nous a montrée entre les comportements phototropiques et galvanotropiques des monstres bifides et des hétéromorphoses. Cette analogie entre les comportements laisse supposer qu'il y a aussi une analogie entre leurs déterminismes.

a) *Monstres bifides*. — En lumière blanche, comme les Planaires normales, les monstres doubles sont phototropiques négatifs. Mais ces animaux peuvent se diviser en deux groupes, quant aux aspects de leur comportement photonégatif :

1° Monstres bifides dont une seule tête dirige la locomotion ; la région postérieure et la tête directrice forment un ensemble dont le comportement est tout à fait comparable à celui d'une Planaire normale. Ils fuient la lumière en ligne droite, et, dans deux faisceaux perpendiculaires d'égale énergie, prennent la direction de la résultante. Quant à la tête subordonnée, elle a une orientation quelconque et se laisse entraîner passivement par la tête directrice (fig. 8). Cette tête, détachée de l'organisme, a un comportement phototrope négatif net et bien orienté.



Fig. 8

Monstre bifide ayant une tête directrice, fuyant dans un faisceau de rayons parallèles de lumière blanche.

2° Monstres bifides dont les deux têtes sont directrices ; leurs mouvements sont indépendants les uns des autres ; quand on les place têtes à l'opposé de la lumière, elles essaient de fuir, mais leur locomotion est très lente à cause de l'indépendance de leurs mouvements. Par contre, quand on les place face à la lumière, les deux têtes essaient de se retourner à l'opposé de la source ; elles pivotent vers le plan sagittal du corps et par conséquent se croisent l'une sur l'autre. Le mouvement photonégatif de l'organisme est ainsi bloqué. La Planaire essaie alors d'échapper à la lumière par d'autres moyens : chaque tête se glisse alternativement l'une sous l'autre, ou bien chaque tête se replie sous elle-même et se cache sous la partie qui la porte. (Fig. 9).

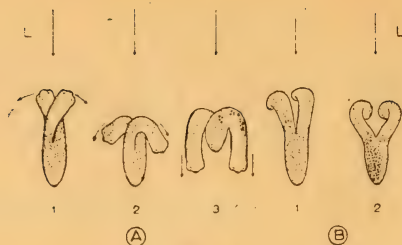


Fig. 9

Monstres bifides ayant deux têtes directrices, faisant face à un faisceau de rayons parallèles de lumière blanche.

Il est à remarquer que leur comportement n'a rien de stéréotypé.

Nous avons observé le cas intéressant de monstres bifides qui avaient, dans un faisceau lumineux de lumière orangée une tête photopositive et l'autre photonégative. Si les deux têtes sont directrices, chacune tire de son côté, et la Planaire peut se déchirer. Si une tête l'emporte sur l'autre, par exemple la tête photopositive, la tête négative se cache sous la partie postérieure.

b) *Hétéromorphoses*. — Comme pour le galvanotropisme, nous avons suivi les variations du comportement phototropique de ces monstres à partir du jour de l'opération jusqu'à la régénération complète des hétéromorphoses dont la deuxième tête est bien différenciée. Ici, également nous avons pu distinguer trois stades :

Premier stade : les segments de tête sont très phototropiques négatifs ; ils s'orientent rapidement et se déplacent aussi vite que des individus entiers. Cela tient vraisemblablement à ce que ces segments possèdent non seulement la partie céphalique du système nerveux et les yeux, mais encore une région cicatricielle très sensible à la lumière. La rapidité de ces réactions à la lumière contraste avec la quasi-immobilité des mêmes segments à l'obscurité.

Nous n'avons jamais observé de réactions photopositives chez ces segments.

Deuxième stade : Entre le troisième et le septième jour, le segment qui régénère s'oriente encore négativement, mais ces mouvements sont de plus en plus lents ; on observe une perte progressive de la photocinèse et une difficulté de plus en plus grande à s'orienter. Au bout de quelques dizaines de secondes ou de quelques minutes dans le champ lumineux, l'animal perd son orientation et fait des mouvements de manège. Ces mouvements cessent quand on éteint la lampe ; le segment se réoriente phototropiquement quand on la rallume et recommence ensuite ses mouvements de manège.

Troisième stade : Le huitième jour, les yeux régénérés apparaissent ; certains individus présentent encore des mouvements de ma-

nège après des essais d'orientation ; mais la plupart ne s'orientent plus et s'immobilisent dans la lumière, bien qu'ils soient très mobiles à l'obscurité. On observe que les hétéromorphoses s'étendent au maximum dans le champ lumineux, dans le sens de leur axe longitudinal, et quelle que soit leur orientation. (Fig. 10).



Fig. 10

Phototropisme des hétéromorphoses. 3^e stade. Réaction d'extension dans un champ lumineux.

III. — Discussion

Dressons d'abord un tableau comparatif des comportements galvanotrope et phototrope des monstres de Planaires.

GALVANOTROPISME

PHOTOTROPISME

I. *Monstres bifides*

Cathodique

Généralement négatif

avec une tête directrice et une tête subordonnée dont l'entraînement est mécanique,

ou avec deux têtes directrices :

qui, en position homodrome rampent vers la cathode ;

en position antidrome, essaient de se retourner.

(Comportements non-stéréotypés.)

en pivotant vers l'extérieur du corps puis en relevant les deux têtes dans un plan vertical ;

Stimulus très fort agissant sur tout l'organisme (très souvent déchirures entre les deux parties).

qui quand elles tournent le dos à la lumière, rampent dans la direction opposée ;

quand elles font face à la lumière, essaient de se retourner (comportements non-stéréotypés) ;

en pivotant vers le plan sagittal du corps, puis les deux têtes se cachent l'une sous l'autre.

Stimulus plus faible, qui agit sur les yeux et les téguments.

II. Hétéromorphoses

Trois stades dans la régénération :

1° Pas de galvanotropisme (segments trop petits).

2° Mouvements de manège.

3° Absence de galvanotropisme (expliqué par deux anisotropies équivalentes, de sens opposé, et qui s'annulent).

1° Phototropisme négatif constant (en liaison avec la sensibilité des yeux et de la région cicatricielle).

2° Mouvements de manège.

3° Absence de phototropisme.

Ce tableau nous montre les analogies importantes qui existent entre les comportements galvanotropiques et phototropiques des monstres bifides d'une part et ceux des hétéromorphoses d'autre part. Les différences qui se manifestent entre les deux types de comportements peuvent peut-être être rapportées aux stimuli et aux récepteurs différents.

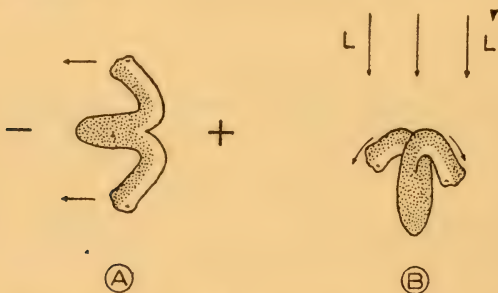


Fig. 11

- A) Réaction de retournement d'un monstre bifide soumis à l'action d'un courant galvanique en position antidrome ;
 B) réaction de retournement du même animal, faisant face à une source de lumière blanche.

En second lieu, on peut remarquer des différences dans les modes de retournement des monstres bifides quand ils sont en position antidrome dans le courant électrique (galvanotropisme cathodique) et quand ils font face à la lumière (phototropisme négatif) : le pivotement a lieu dans le premier cas vers l'extérieur du corps, dans le second, vers le plan sagittal. Nous pensons, que, dans les réactions d'évitement de la lumière, chacune des têtes cherche à se mettre à l'abri de l'autre. Ce qui appuie cette hypothèse, c'est le fait que, dans le cas du phototropisme positif, lorsque les monstres bifides

se tournent vers la source, leurs têtes pivotent comme dans le cas du galvanotropisme, le plus souvent.

En nous appuyant sur les notions fondamentales établies par Viaud dans l'analyse du galvanotropisme des Planaires normales, nous pouvons expliquer dans ses grandes lignes le comportement galvanotropique des monstres bifides et des hétéromorphoses (voir plus haut).

En considérant les analogies profondes du galvanotropisme et du phototropisme des monstres en question, nous pouvons concevoir une hypothèse sur le déterminisme de leur phototropisme. Nous supposons qu'il existe entre la partie antérieure et la partie postérieure d'une Planaire un gradient de sensibilité à la lumière et que ce gradient se retrouve dans les deux parties des monstres bifides aussi bien que dans les deux têtes opposées des hétéromorphoses; si ces organismes sont déterminés dans leurs réactions (positives et négatives) à la lumière par de tels gradients, on comprend que les monstres bifides s'orientent par pivotement de leurs têtes selon les modes indiqués plus haut, et que les hétéromorphoses, soumises à l'action antagoniste de leurs deux têtes, restent immobiles dans le champ lumineux.

Bien entendu, cette hypothèse devra être validée par des expériences ultérieures.

IV. — CONCLUSIONS

Dans notre étude sur le galvanotropisme et le phototropisme des régénérats monstrueux de Planaires nous avons montré que :

1. Les monstres bifides sont cathodiques comme les Planaires normales; que nous pouvons les diviser en deux groupes, ceux dont une seule tête dirige la locomotion, ceux dont les deux têtes sont directrices.

2. Les hétéromorphoses ne présentent plus de galvanotropisme.

3. Dans les deux cas, des mesures de conductance ont montré que le déterminisme du comportement galvanotropique est fondé sur une anisotropie électrique des tissus.

4. En lumière blanche, les monstres bifides sont phototropiques négatifs. Nous pouvons également les diviser en deux groupes, ceux dont une seule tête est directrice, ceux dont les deux têtes dirigent l'animal entier.

5. Au cours de la régénération, les hétéromorphoses perdent progressivement leur phototropisme.

6. Les analogies qui s'observent entre les aspects des comportements phototropiques et galvanotropiques laissent supposer qu'il y a aussi des analogies entre les déterminismes de ces comportements. Nous supposons l'existence d'un gradient de sensibilité à la lumière le long de l'axe de la Planaire, jouant un rôle analogue à l'anisotropie électrique mise en évidence chez cet animal.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS (M.). — Recherches expérimentales sur la croissance et la régénération chez les Planaires. — *Bull. Biol. France et Belgique*, 1930, 64, 1-152.
- BOCK (H.). — Lichtrückeneinstellung und andere lokomot. Lichtreaktionen bei *Planaria gonocephala*. *Zool. Jahrb. Allg. Zool.* 1936, 56.
- CHILD (C.M.). — Physiological Dominance and Physiological Isolation in Development and Reconstitution. *Arch. für Entw. Mechanismus* 1929, 117, 38-41.
- HYMAN (L.H.). — Studies of the correlation between metabolic gradients, electrical gradients and galvanotaxis. II Galvanotaxis of the brown hydra and some non fissioning planarians. *Physiol. Zool.*, 1932, 5, 185-90.
- LENDER (T.H.). — Rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une Planaire d'eau douce. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 1952, 86, 140-214
- MORGAN (T.H.). — Growth and Regeneration in *Planaria lugubris*. *Roux*, 1902, 13, 179-212.
- PEARL (R.). — The movements and reactions of Fresh water Planarians : a study in animal Behaviour. *Quart. Journ. of microsc. Scient.* 1903, 46, 509-714.
- TALIAFERRO (W.H.). — Reactions to light in *Planaria maculata* with special reference to the function and structure of the eyes. *Journ. of Ex. Zool.*, 1920, 31, 59-116.
- VIAUD (G.). — Conception nouvelle du galvanotropisme animal. *Expérientia* 1954, 10, 233-242.
-

L'ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU GÉOTROPISME DE LA CHENILLE D'UN SATURNIDE, *AUTOMERIS ILLUSTRIS WALKER*

Andrée TABOURET-KELLER, Strasbourg

*Laboratoire de Psychologie Animaule,
Faculté des Sciences de Strasbourg*

Position du problème et historique But du travail

Le géotropisme est défini comme « une réaction d'orientation ou de déplacement dans la direction de la pesanteur » (a). On le rencontre assez rarement dans le règne animal sous la forme d'un déplacement dans le sens même de la pesanteur, c'est-à-dire vers le bas : en effet, les comportements d'enfoncement se limitent surtout aux animaux qui vivent dans le sable ou dans la vase ; le caractère de tropisme de ces comportements a d'ailleurs été controversé par des auteurs comme Rabaud (11) et Viaud (12a). Le comportement géotrope le plus répandu est une géocinèse ascensionnelle, déplacement opposé au sens de la pesanteur.

Parmi les « trois grands tropismes » : phototropisme, galvanotropisme et géotropisme, le géotropisme présente une particularité liée aux caractères du stimulus qui le provoque : la pesanteur, qui intervient d'une manière permanente et quasiment uniforme dans tout le monde vivant. La pesanteur cause d'une manière générale des sensations proprioceptives et spécialement des excitations du sens statique. De ce fait peut-être, l'étude des réactions causées par la pesanteur a souvent été orientée vers des recherches concernant des problèmes annexes, comme le sens de l'équilibre ou la physiologie des organes statiques.

(a) Piéron H. — Vocabulaire de la Psychologie 1951, p. 19.

Note : Les indices numériques entre parenthèses renvoient aux ouvrages cités dans la Bibliographie.

Les nombreux travaux consacrés au rôle et aux effets de la pesanteur dans le règne animal se divisent principalement selon deux orientations : les uns, à la suite des théories lœbiennes sur les tropismes, considèrent le comportement géotropique comme la résultante d'actions et réactions de caractère mécanique liées à la symétrie bilatérale de l'animal ; les autres, dans le cadre de l'école statocystique allemande, ont surtout étudié les organes du sens statique en essayant d'expliquer le comportement géotropique par des phénomènes physiologiques sensoriels.

Dès la fin du siècle dernier, des auteurs comme E. Mach (1875) et J. S. Breuer (1874) avaient éclairé, par leurs travaux expérimentaux et leurs réflexions théoriques, le rôle et la fonction des canaux semi-circulaires et des organes du type « otocyste » dans la recherche et le maintien de l'équilibre. Leurs travaux furent suivis de recherches nombreuses qui, le plus souvent, s'en tiennent strictement à l'aspect physiologique de la question. Mais en 1888, Lœb (9 a) réagit en montrant que la plupart de ces réactions étaient plus que de simples phénomènes de physiologie sensorielle et qu'elles s'inscrivaient dans des *comportements* où la pesanteur intervenait comme facteur déterminant. Comme il l'avait fait pour l'héliotropisme, Lœb introduit le terme de tropisme dans la nomenclature des comportements animaux orientés par la pesanteur, et il est le premier à parler de « géotropisme ».

L'importance de la théorie lœbienne des tropismes est liée au rôle qu'elle a joué dans l'évolution de la psychologie biologique de la fin du XIX^e siècle, en réagissant contre les interprétations anthropomorphiques des comportements animaux. L'étude des instincts avait mené Lœb à distinguer parmi ceux-ci « les tropismes ». Il les définit par les critères suivants : une orientation forcée (*zwangsmässige Orientierung*) ou une cinèse dont l'orientation a un caractère forcé et qui ne répond à aucune finalité (*Zwecksmässigkeit*). Ces critères se retrouveront d'ailleurs dans la définition des tropismes par Viaud, mais ils s'avèreront insuffisants.

Lœb a non seulement défini les tropismes, mais il a cherché à en établir le mécanisme. L'idée fondamentale de Lœb est que « les organismes vivants sont des machines physico-chimiques » (9 c). C'est cette idée-clef qui permet de comprendre les définitions données par Lœb pour chacun des tropismes.

Comme il l'avait fait pour l'héliotropisme, en se basant sur la loi de Bunsen-Roscoe, Lœb a tenté une explication physico-chimique du géotropisme en se basant sur la loi d'action de masse (plus précisément : loi de Guldberg et Waage). Voici comment : « si l'on admet que, dans les cellules, il y a deux phases de densité différente qui réagissent l'une sur l'autre, une réaction se produit à leur surface de contact. Chaque accroissement de cette surface accroît la masse des molécules réagissantes » (9 c). L'accroissement de la surface peut être entraîné, par exemple, par l'inclinaison de la cellule. Tout d'abord (1909), Lœb nie le rôle des otolithes dans l'orientation

géotropique. Les terminaisons nerveuses des organes otocystiques sont le siège du phénomène déterminant qui consiste probablement en des réactions moléculaires produites au contact de deux phases de masse spécifique différente. Plus tard (1913), Løeb admet que les otolithes participent à l'orientation géotropique, sans cependant leur accorder le rôle déterminant. Løeb (9 d) cite l'expérience de Kreidl (8) sur le crustacé *Palaemon*. Cette espèce perd ses otolithes au moment des mues. Placé dans un aquarium avec des petits grains de fer, *Palaemon* les utilise pour remplacer ses otolithes; en condition naturelle, il les remplacerait par des grains de sable. Dans ces conditions, un aimant placé, par exemple, en haut et à gauche de l'animal provoquera un déplacement de l'animal vers le bas et à droite. Løeb en conclut: « L'animal se comporte comme si les variations de traction et de pression des otolithes sur les terminaisons nerveuses correspondantes déterminaient l'orientation de l'animal. Mais une expérience de contrôle importante pour cette théorie n'a pas été concluante; l'orientation des animaux reste normale même si on enlève entièrement les organes otolithiques ».

Dans les recherches postérieures à celles de Løeb, la base physico-chimique de sa théorie n'a pas prévalu. Certes, Løeb avait mis l'accent sur la symétrie bilatérale de l'animal sur le plan morphologique, chimique et nerveux, mais ceci toujours en liaison avec l'existence d'un double chaîne de réactions physico-chimiques dépendant de l'apport d'énergie extérieure sur des récepteurs symétriques (cas de l'héliotropisme). Dans le cas du géotropisme, le lien entre la pesanteur et une double chaîne de réactions physico-chimiques étant moins simple à concevoir, Løeb n'a pas introduit la symétrie bilatérale dans ses tentatives d'explication. Le schéma « lœbien » du géotropisme, tel que le présentent certains de ses successeurs, procède donc d'une simplification extrême des positions de Løeb en ne retenant comme fait déterminant que la tension de la musculature en liaison avec la symétrie bilatérale morphologique.

L'illustration la plus importante de cette orientation est donnée par les travaux de W. J. Crozier (2) et de son école (Harvard). Leurs recherches ont porté sur des souris, des poussins, des escargots, des étoiles de mer, mais principalement sur de jeunes rats et des limaces. Ces animaux, placés sur un plan incliné à inclinaison variable, grimpent vers le haut.

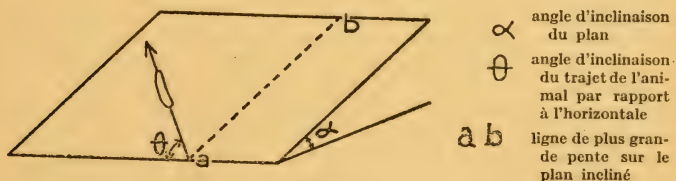


Figure 1

Un grand nombre d'expériences et l'analyse statistique des résultats obtenus ont amené Crozier à dégager une relation mathématique entre l'angle α d'inclinaison du plan et l'angle d'orientation Θ compris entre le trajet de l'animal sur le plan et l'horizontale.

Selon cette loi, l'ascension est d'autant plus proche de la ligne de plus grande pente du plan, que ce plan est plus incliné. Cette loi a un caractère logarithmique.

$$\Theta = k \log \sin \alpha + C$$

Crozier a également montré que la vitesse de la course de l'animal croît avec l'angle d'inclinaison du plan et que la variabilité des mesures de l'angle d'orientation diminue avec cet angle. L'effet de poids additionnels fixés sur le dos ou attachés à la queue des animaux est de faire croître l'angle d'orientation en fonction du logarithme des masses additionnelles, ce qui prouverait que les réponses de l'animal dépendent principalement de la pesanteur. Ces faits confirment, selon Crozier, le schéma lœbien de la symétrie bilatérale: l'inégalité des tensions de la musculature des deux côtés du corps de l'animal provoque une orientation qui cesse, quand la différence d'intensité des efforts entre un côté et l'autre est inférieure à une valeur liminaire déterminée. Celle-ci correspond à une valeur liminaire de l'angle Θ .

Les conclusions de Crozier ont soulevé des critiques et provoqué, de différentes parts, des travaux de vérification. Les critiques essentielles, en ce qui concerne le géotropisme des jeunes rats, ont été présentées par Hovey et Hunter.

Hovey (4) constate que les petits rats ne grimpent pas spontanément vers le haut du plan. Il observe que, au commencement des expériences, les jeunes rats, placés sur le plan incliné, roulent vers le côté ou glissent vers le bas. Après un certain nombre d'essais, les rats grimpent vers le haut, parce que, dit Hovey, « c'est la seule manière qui leur évite de tomber ». La disposition des griffes sur les pattes est telle que la progression vers le haut est plus facile que la descente. Il s'agirait donc d'un apprentissage: les temps mis par les animaux pour atteindre le bord supérieur du plan, diminuent avec les essais successifs comme les temps d'une courbe d'apprentissage. Hovey confirme cependant les relations mathématiques établies par Crozier.

Hunter, lui s'attaque (5) non seulement aux théories explicatives de Crozier mais aussi aux équations elles-mêmes: « pour une pente donnée, le rat ne grimpe pas toujours suivant un angle Θ ou même suivant une série de valeurs étroitement groupées, mais suivant des valeurs très dispersées... par exemple: les valeurs de Θ varient pour une inclinaison $\alpha = 70^\circ$ du plan, de 48° à 88° , pour une inclinaison $\alpha = 45^\circ$, de 33° à 88° . Hunter montre par ailleurs que la valeur critique de l'angle d'orientation Θ augmente avec la pente du plan (selon Crozier, pour cet angle critique, les tensions des deux côtés du corps sont juste inférieures ou juste égales au seuil). La marge des angles critiques pour chaque inclinaison est très

grande. L'analyse des composantes de la pesanteur par rapport au plan incliné conduit Hunter aux conclusions suivantes: la direction du déplacement vers le haut et l'angle d'orientation Θ sont dus à une combinaison de réflexes de posture déclenchés par certaines composantes du stimulus pesanteur, à la force relative de l'animal et au fait qu'il progresse normalement en avant, à des facteurs tels que le glissement et la fatigue. Les réflexes de posture seraient en relation étroite avec le fonctionnement de l'appareil vestibulaire.

L'étude du géotropisme des limaces a été reprise d'une manière critique par H. Piéron (10 a, 10 b). En accord avec les conclusions de Crozier, un de ses élèves, E. Wolf (13) avait attribué le géotropisme d'*Agriolimax levis* à la différence de traction exercée sur les deux côtés du corps par le poids de la musculature. Les limaces, se déplaçant sur un plan que l'on incline perpendiculairement à leur axe de marche, se redressent d'un certain angle qui est proportionnel au logarithme du sinus de l'angle d'inclinaison du plan, suivant la loi établie par Crozier. Mais Piéron a établi que chez *Limax maximus*, dans l'air, l'angle de grimpee est variable au point qu'une analyse mathématique devient impossible. Dans l'eau, par contre, les faits sont nets: l'angle d'orientation Θ est constant et égal à 90° avec une variabilité d'autant plus faible que l'angle d'inclinaison du plan est grand. Le seuil d'excitation est très bas: 14 sur 18 limaces vont vers le haut pour une pente de 2 à 3° et, chez 9 d'entre elles, l'angle d'orientation approche 90° avec un écart de moins de 10° . Selon Piéron, ce sont les statocystes qui permettent aux limaces d'obtenir des renseignements sur la direction de la pesanteur. Dans ses conclusions, Piéron s'élève contre la confusion, courante chez les disciples de Lœb, entre tropismes et réactions d'un autre ordre, telles que des réactions de fuite.

Von Buddenbrock (1 a) a également remis en question les conclusions de Crozier. Cet auteur pense que les animaux bilatéraux tendent toujours à maintenir vertical le plan de symétrie de leur corps. De là vient qu'ils tendent à se rapprocher de la ligne de plus grande pente. Von Buddenbrock confirme cette hypothèse en analysant les données de Crozier sur les jeunes rats et en citant les résultats fournis par les recherches de son élève, H. Jäeger (6).

Von Buddenbrock fait une distinction fondamentale entre les comportements des animaux munis de statocystes et ceux sans statocystes. Les premiers présentent un géotropisme vrai et celui-ci se manifeste par des déplacements selon la ligne de la plus grande pente à toutes les inclinaisons, que ce soit vers le haut ou vers le bas. Les réactions étudiées par Crozier ne seraient pas des tropismes, mais des comportements plus évolués.

On voit l'importance attachée par von Buddenbrock et ses élèves à la présence, chez l'animal, d'un appareil de perception statique sous forme de statocyste différencié. Cette position implique l'attribution des mêmes caractères au géotropisme ascensionnel d'*Hélix* ou de la chenille d'*Automeris* par exemple, et au comporte-

ment d'enfouissement d'*Arenicola*. Or, comme le dit Viaud (12 a), il semble que ces deux sortes de comportement soient très différentes :

- L'enfouissement d'*Arenicola* cesse dès que l'animal est recouvert de sable (6). A ce moment, le ver se retourne vers le haut et, sans sortir, maintient sa position qui est sa position normale d'habitat. Le géotropisme ascensionnel, par contre, continue tant que la grimpée le long d'un solide est possible : une chenille d'*Automeris*, de 5 cm de long, grimpe à une hauteur de 5 mètres sans s'arrêter... Elle a donc accompli un trajet égal à 100 fois sa longueur.
- L'enfouissement a pour but de soustraire, dans la plupart des cas, l'animal à des conditions défavorables ; le géotropisme ascensionnel n'a rien d'une réaction adaptative.
- La direction de la « réaction géotropique positive » dépend moins de celle de la pesanteur que de facteurs morphologiques ou physiologiques particuliers aux espèces considérées. L'angle d'enfouissement varie selon l'espèce : il est de 45° à 60° chez l'Arénicole (6), de 23° chez le Couteau *Solen ensis* (3). De plus, les différentes espèces ne procèdent pas de la même manière pour s'enfouir : par exemple, la queue du Ver de terre s'enfouit la première dans la terre ; par contre, l'Arénicole s'enfouit tête la première.

Ces faits montrent que la distinction de von Buddenbrock entre animaux avec ou sans statocystes est vraisemblablement moins importante que celle qu'il convient d'établir entre le géotropisme ascensionnel et les comportements d'enfouissement. La distinction de von Buddenbrock rendrait, par ailleurs, difficile l'interprétation des réactions des organismes unicellulaires : or, les travaux de O. Koehler (7), en particulier, ont prouvé, sur l'exemple des Paramécies, qu'il s'agit bien de comportements tropistiques, de *géotropisme*. Les travaux de Koehler sont basés sur la théorie « statocystique » qui admet que les corps, inclus normalement dans tout protoplasme cellulaire, exercent en se déplaçant selon la pesanteur, une certaine pression sur le protoplasme et jouent ainsi un rôle analogue à celui du statocyste différencié. Koehler fait la distinction entre la tendance des Paramécies à se déplacer vers le haut des tubes de culture et l'orientation géotropique elle-même. Pour l'observer, il suffit d'ajouter du gaz carbonique au liquide de culture : pour une concentration donnée, toutes les Paramécies montent parallèlement suivant la verticale, mais leur vitesse ascensionnelle diminue. Cette vitesse mesure la géocinèse des Paramécies et dépend de l'action exercée par la pesanteur. Koehler le démontre en faisant ingérer à ses Paramécies des particules de fer qui vont se loger dans leurs vacuoles digestives. En combinant à l'action de la pesanteur celle d'un champ magnétique, produit par un électro-ai-

mant, Koehler observe que les réactions des Paramécies dépendent de la pression que les corps inclus exercent sur leur protoplasme; ces réactions se font en sens inverse de l'attraction: ce sont donc des réponses physiologiques et non de simples phénomènes mécaniques, comme on avait voulu le voir autrefois.

Cette revue des travaux a été volontairement limitée à ceux qui semblaient être typiques des principales tendances selon lesquelles les recherches sur le géotropisme se sont effectuées. On peut en dégager les notions suivantes: le géotropisme comprend, d'une part, une réaction primitive, la géocinèse ascensionnelle et, d'autre part, des réactions d'orientation, dépendant d'organes plus ou moins spécialisés qui transforment la simple tendance à monter en une ascension dirigée avec précision. Les réactions d'enfouissement, appelées souvent « géotropisme positif » ne sont vraisemblablement pas du géotropisme.

Dans l'ensemble, les mécanismes en jeu dans le géotropisme ascensionnel sont mal connus. Le mode d'action de la pesanteur dans la géocinèse ascensionnelle demande à être précisé. On connaît mieux les réactions d'équilibration par statocystes ou autres organes statiques. Or, ces réactions d'orientation sont accessoires par rapport à la réaction motrice polarisée. Crozier lui-même reconnaît que les relations établies par lui et le déterminisme qu'elles impliquent « n'expliquent naturellement pas pourquoi l'animal s'oriente plutôt vers le haut que vers le bas — fait qui pourrait être déterminé par l'oreille interne — mais expliquent pourquoi l'amplitude de l'orientation atteint des valeurs particulières lorsque l'inclinaison varie ».

Viaud a émis une hypothèse, dont la vérification permettrait de comprendre pourquoi l'animal grimpe vers le haut: l'animal obéirait à la loi du *maximum d'excitation*. « Dans le géotropisme, les propriocepteurs sont plus excités quand l'animal grimpe sur un plan incliné que lorsqu'il descend » (12 b).

Le but de ce travail est de vérifier, d'une part, les données expérimentales de Crozier sur un animal différent de ceux étudiés par son école: la Chenille d'*Automeris illustris* W. et, d'autre part, l'affirmation de von Buddenbrock sur la nécessité de la présence de statocystes pour qu'il y ait un géotropisme vrai. L'analyse expérimentale du comportement d'*Automeris* sur le plan incliné doit également permettre de vérifier l'hypothèse de Viaud.

I. MATÉRIEL ET PROCÉDÉS D'EXPÉRIENCES.

MÉTHODES D'ANALYSE DES TRACÉS EXPÉRIMENTAUX

A. Matériel et procédés d'expériences.

Le Saturnide *Automeris illustris* Walker vit habituellement en Amérique du Sud, mais l'élevage *ab ovo*, en laboratoire, en est facile. En captivité, les chenilles se nourrissent de feuilles de troëne. Une dizaine de chenilles ont été élevées dans des conditions de tem-

pérature constante: entre 20° et 24°, à l'abri du soleil, de même que dans des conditions hygrométriques adéquates: 70 % à 85 % d'humidité relative.

Cette espèce de Saturnide se caractérise par de petits œufs blancs dressés, de 2 mm d'axe. Le micropyle est vert clair s'ils ne sont pas fécondés, et noir après fécondation. Les chenilles, blanchâtres à l'éclosion, prennent rapidement la couleur vert clair. Elles sont garnies de nombreux tubercules épineux, verts eux aussi. En 7 mues, elles passent de 2 mm à 7 cm de longueur. Leur poids passe de 0,178 gr après la troisième mue à plus de 3 gr après la dernière mue. Les papillons, brun-orangé, sont d'assez grandes dimensions: la femelle mesure 14 cm et le mâle 10 cm.

Les expériences ont toujours eu lieu pendant les périodes d'activité des chenilles. Les chenilles d'*Automeris* manifestent un rythme d'activité très net: jusqu'à la quatrième mue, on observe 2 heures et demi d'activité pour 2 heures et demi de repos, à peu près. Mais, après la quatrième mue, le rythme d'activité varie: la phase de repos est diurne et la phase d'activité nocturne. Les expériences se font alors le soir.

L'observation d'un élevage de chenilles d'*Automeris illustris* W. avait montré, qu'avant les premières mues, les petites chenilles forment des processions qui montent le long des branches de troëne sur lesquelles elles se nourrissent. Ce comportement géotropique n'était, peut-être, que passager et lié à l'état physiologique particulier qui précède la mue? Quelques expériences de grimpe avec des chenilles normales ont permis de vérifier que la géocinèse ascensionnelle était permanente chez cette espèce.

L'appareil utilisé pour l'étude du géotropisme est un plan à inclinaison variable. Il mesure 58 cm de haut et 38 cm de large.

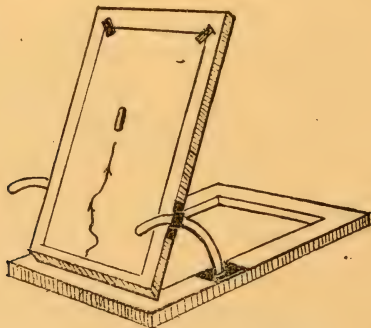
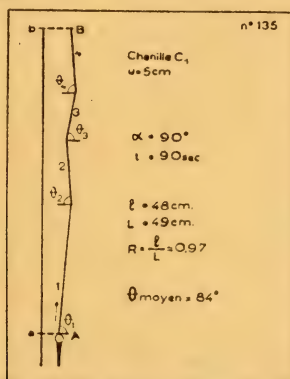


Figure 2

Les tracés sont faits directement, au crayon, sur la feuille de papier où grimpe la chenille. Pour chaque tracé, on utilise une nouvelle feuille. Les conditions de température et d'éclairement sont à peu près constantes pour toutes les expériences. La température est la même que celle des bocaux d'élevage: 20° à 24°; la lumière est diffuse et l'on vérifie la constance de son intensité sur toute la surface du plan incliné.

B. *Méthode d'analyse des tracés expérimentaux.*

Le comportement des chenilles est défini d'après les données suivantes d'un tracé:



(Figure 3)

a) L'indice de rectitude du trajet par rapport à la ligne de plus grande pente est indiqué par le rapport $R = \frac{l}{L}$.

l est la longueur de la projection du trajet sur la ligne de plus grande pente;

L est la longueur du trajet.

b) La discontinuité de l'orientation est notée par le nombre d'orientations différentes adoptées par l'animal au cours du trajet.

c) L'orientation du trajet est indiquée par les valeurs angulaires θ_1, θ_2 , pondérées par les distances parcourues dans chacune de ces orientations. Du fait de la croissance des chenilles, dont la longueur passe de 3 à 7 cm au cours du travail expérimental, les distances, parcourues dans chacune de ces orientations, seront exprimées en longueurs de chenilles quand il s'agit de comparer des trajets d'animaux d'âges différents.

d) La vitesse de la course de l'animal: elle est exprimée par le rapport de la distance parcourue, mesurée éventuellement en longueurs de chenilles, au temps de parcours.

e) L'intensité du stimulus gravifique est évaluée par l'inclinaison du plan par rapport à l'horizontale: angle α .

II. LES RÉSULTATS

A. Description du comportement.

Avant de passer à l'analyse proprement dite des données expérimentales, il convient de faire quelques remarques à propos du comportement de la chenille sur le plan incliné.

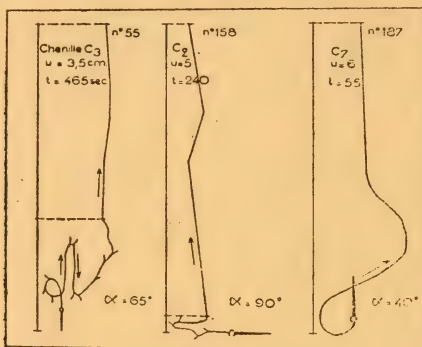


Figure 4

Trois tracés caractéristiques du comportement des chenilles sur le plan incliné.

Tracé n° 55 : la chenille part tête en haut,
tracé n° 158 : la chenille part latéralement,
tracé n° 189 : la chenille part tête en bas.

Au cours du premier trajet, la première réaction de la chenille est une réaction d'exploration à laquelle participe surtout la partie antérieure de la chenille; cette première réaction est suivie d'un comportement de mise en train du géotropisme: le trajet n'est encore qu'imparfaitement orienté, ensuite l'orientation est nette.

Au cours des trajets suivants, la première portion du trajet est influencée par la position de départ de la chenille, comme le montre la figure n° 6. La position de départ, « tête en bas », est intéressante pour confirmer qu'une inclinaison donnée correspond effectivement à une réponse nettement orientée.

B. Etude de l'orientation.

L'analyse des tracés montre que l'orientation des chenilles sur le plan incliné est nette et qu'elle se fait selon la ligne de la plus grande pente dès que l'inclinaison a dépassé une valeur liminaire qui se situe autour de 40°. Pour des inclinaisons inférieures à 40°, l'orientation se fait au hasard: très souvent la chenille rencontre un des bords du plan et le suit par un effet de thigmotropisme, sans doute.

ANGLE α	R MOYEN	ÉCART-TYPE	Θ MOYEN	ÉCART-TYPE
90°	0,91	0,07	79°	6° 7
80°	0,94	0,05	80°	4° 8
70°	0,92	0,06	78°	10° 8
65°	0,91		77°	
60°	0,90	0,08	78°	3° 7
55°	0,94		77°	
50°	0,90	0,05	79°	6° 0
40°	0,92	0,04	78°	3° 4

On voit en effet que, pour des valeurs croissantes ou décroissantes de l'inclinaison du plan (angle α), le rapport R indiquant la rectitude du trajet par rapport à la ligne de plus grande pente est constant et voisin de l'unité.

La valeur de l'angle moyen des pentes des trajets par rapport à l'horizontale est également constante. En-dessous de l'inclinaison-seuil : 40°, le trajet se fait au hasard sur le plan. L'inclinaison-seuil a été définie comme l'inclinaison pour laquelle 75 % des tracés sont nettement orientés: en effet, sur 22 tracés, 16 sont nettement orientés.

Les valeurs moyennes de Θ et de R ont été calculées chacune à partir de 20 expériences ou plus pour les inclinaisons suivantes: 90°, 60° et 50°. Pour les inclinaisons intermédiaires, les valeurs de Θ et de R sont calculées à partir d'un nombre moindre de tracés.

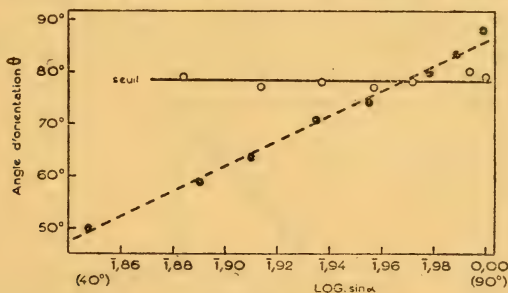


Figure 5

Variations de l'angle Θ d'orientation de l'animal en fonction de l'angle α d'inclinaison du plan. En trait plein, valeurs obtenues chez *Automeris illustris*. En trait pointillé, valeurs obtenues chez *Helix* par Crozier (1935).

La superposition, sur la figure n° 5, de la courbe d'*Automeris* avec l'une des courbes caractéristiques de la loi de Crozier (obtenue avec *Helix*), illustre la différence des résultats : pour *Helix*, une droite dont la pente traduit des variations graduelles de l'angle

d'orientation en fonction de l'inclinaison α du plan, donc de l'intensité du stimulus gravifique. Ces variations, liées par une relation logarithmique, sont continues entre le seuil et le maximum d'inclinaison du plan.

C. Etude de la vitesse.

L'étude de la vitesse s'est avérée délicate parce que les chenilles sont extrêmement sensibles au bruit en général et particulièrement aux vibrations. Notre local donnant sur la rue, le passage d'un gros camion, par exemple, occasionnait un arrêt plus ou moins long. L'origine et la présence de vibrations n'étant pas toujours aussi évidentes, nous n'avons utilisé que les temps des grimpées non interrompues. Les tracés de chenilles de différentes longueurs sont groupés; la vitesse est donc exprimée en nombre de longueurs de chenilles par minute.

ANGLE α	(LONGUEUR DE L'ANIMAL VITESSE PAR MINUTE)
10°	7,7
20°	8,5
30°	9,6
40°	10,0
50°	10,4
70°	11,2
80°	10,9
90°	11

L'analyse des temps de parcours montre que la vitesse de l'animal est liée à l'intensité de la stimulation gravifique par une loi logarithmique.

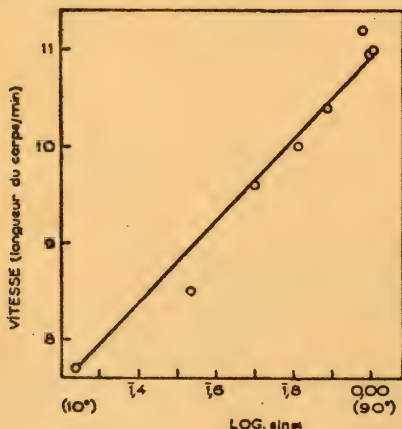


Figure 6

Variations de la vitesse de grimpe de la chenille d'*Automeris illustris* en fonction de l'inclinaison du plan.

D. Etude de la sensibilisation.

L'observation d'une chenille après sa mise en expérience sur un plan à grand angle d'inclinaison montre qu'elle manifeste un comportement très particulier : remise sur la branche de troëne, elle grimpe rapidement le long de la tige ; arrivée en haut, elle redescend, puis elle remonte. Ce manège dure un certain temps après lequel l'animal reprend une position normale de repos. La durée de ce manège n'a jamais dépassé sept minutes.

Ces observations ont entraîné des recherches sur la sensibilisation induite par l'activité tropistique. On constate, par exemple, qu'une chenille ayant effectué un trajet pour chacune des inclinaisons suivantes : $\alpha = 90^\circ, 80^\circ, 70^\circ, 60^\circ, 50^\circ$, aura encore une orientation nette pour une inclinaison de 20° ($R = 0,86$) et parfois même 10° . De même, après une série de 6 trajets dont le premier est fait sur un plan ayant une inclinaison de 25° et les cinq suivants sur un plan ayant une inclinaison de 90° , la chenille remise à une inclinaison de 25° effectuera un trajet parfaitement orienté suivant la ligne de la plus grande pente, alors que quelques temps avant, pour cette même inclinaison, son trajet se faisait absolument au hasard. L'orientation reste bonne même si la position de départ de la chenille se fait « tête en bas ».

Est-ce que ce comportement implique un phénomène de mémoire ? Laissons s'écouler un certain temps entre les trajets sensibilisateurs et le trajet-témoin à une inclinaison infraliminaire.

Les trajets sensibilisateurs ont excité la chenille. Toute tentative pour empêcher *Automeris* de se déplacer provoque un comportement d'exploration intense au point que, placée sur un flotteur au milieu d'un bac, elle trempe sa tête dans l'eau à plusieurs reprises. Il a fallu, pour la maintenir immobile, la placer dans une boîte adaptée à ses dimensions.

Le temps d'immobilisation est successivement diminué de 5 minutes à 1 minute : la sensibilisation disparaît dès que le temps d'immobilisation dépasse 1 minute 30 secondes. Seul un comportement géotropique continu maintient donc la sensibilisation.

III. — CONCLUSIONS

L'analyse expérimentale du comportement de la chenille d'*Automeris illustris* W. sur le plan incliné montre qu'il existe, chez cette espèce, un géotropisme permanent qui se manifeste par une géocinèse ascensionnelle. Ce comportement a les caractères du tropisme tels que Viaud les a définis :

1. Le géotropisme de la chenille d'*Automeris* est une cinèse polarisée.
2. La réaction orientée selon la ligne de la plus grande pente se fait normalement à partir d'un seuil caractérisé par une certaine inclinaison du plan : 40° pour le premier trajet.

3. La vitesse de l'organisme est liée par une relation logarithmique à l'intensité de la stimulation gravifique évaluée par l'inclinaison du plan.

4. L'adaptation préalable à l'excitant facilite les réactions en abaissant leur seuil : de 40° à 20° , ou même à 10° .

Ces résultats méritent d'être commentés, particulièrement en regard des données exposées au cours de l'introduction.

Le comportement géotropique d'*Automeris* est un tropisme vrai au sens de Viaud. Ceci s'oppose sur deux points aux thèses de von Buddenbrock qui pense que la « théorie des tropismes » n'a plus qu'un intérêt historique (1c). Tout d'abord, l'utilisation des organes des sens même chez les organismes inférieurs et a fortiori chez des animaux aussi évolués que des insectes, dépendrait de la « liberté » (Freiheit) et de la « disposition » (Stimmung) de l'animal et ne serait nullement le chaînon d'un déterminisme rigoureux lui dictant son comportement. Comment expliquer alors, pour *Automeris*, le fait que, sur plus de 200 expériences, dont 17 tracés avec position de départ « tête en bas », on n'ait jamais observé de géocinèse continue vers le bas, même avant sensibilisation.

D'autre part, dans son chapitre sur « la Géotaxie » (1c), von Buddenbrock attache une importance fondamentale au rôle du statocyste dans la détermination du comportement de l'animal sur le plan incliné. Il y aurait une différence essentielle de comportement entre les animaux avec statocystes et les animaux sans statocystes. Les premiers suivent la ligne de la plus grande pente, vers le haut ou vers le bas ; c'est ce que von Buddenbrock appelle « géotaxie ». Les seconds prennent une orientation qui dépend de l'inclinaison du plan ; ce n'est pas là, selon von Buddenbrock, une vraie « géotaxie », alors que Crozier voit dans ce rapport la loi même du géotropisme. Le comportement d'*Automeris* contredit la thèse de von Buddenbrock.

Il est vraisemblable que la netteté de l'orientation dépend du type d'organe statique de l'animal, peut-être de la présence de statocystes. Il se peut que la symétrie bilatérale de la musculature ou des organes d'accrochage (ventouse par exemple) joue également un rôle. Mais l'orientation reste un aspect accessoire de la réaction primaire de géocinèse polarisée.

Nos résultats montrent également que les formules de Crozier, selon lesquelles l'angle Θ d'orientation serait proportionnel au logarithme de l'angle α d'inclinaison du plan, n'ont pas un caractère général de loi du géotropisme.

Dans le cas de jeunes rats, les critiques que nous avons rapportées, montrent la présence de comportements complexes qui fondent peut-être les lois de proportionnalité de Crozier.

Dans d'autres cas, ces lois ne seraient-elles pas la traduction du fait que les résultats sont dispersés entre la ligne de la plus grande pente et des valeurs d'autant plus éloignées que la valeur de l'angle α est plus petite ; la valeur moyenne de l'angle d'orientation Θ se rapproche de 90° dans la mesure où la dispersion des résultats par rap-

port à la ligne de la plus grande pente diminue, c'est-à-dire quand l'angle α augmente. Dans le cas des Limaces, d'après les données de Piéron, et dans celui des Rats, d'après les données de Hunter, on sait que la variabilité de Θ croît énormément quand l'inclinaison du plan diminue. Ceci pourrait inciter à penser que Crozier a confondu l'expression mathématique d'une statistique de dispersion décroissante avec une loi physiologique. En ce qui concerne *Automeris illustris* W. nos résultats montrent que l'animal grimpe toujours vers le haut ; il n'y a pas de réponse graduée liée à une graduation de l'excitation. Quand l'excitation atteint une certaine valeur, la réponse est d'emblée maximum ; elle se traduit par un trajet orienté verticalement vers le haut. Le comportement géotropique a un caractère de « tout ou rien ».

Nos résultats apportent, sinon une vérification, du moins une illustration positive de l'hypothèse de Viaud, selon laquelle le géotropisme ascensionnel obéirait à la loi du « maximum d'excitation ».

Il serait cependant hasardeux de généraliser ces résultats, en particulier à des espèces aussi différentes de la chenille que le Rat ou la Limace. A cette prudence, nos observations sur « la sensibilisation » viennent ajouter de nouvelles consignes expérimentales ; il faut s'interdire de grouper, pour une analyse statistique, par exemple, toute espèce de tracés sans en noter les conditions « historiques » pour l'individu intéressé. Dans le cas du géotropisme d'*Automeris*, pour les premiers tracés notamment, l'état de repos ou d'activité précédant la période expérimentale a une importance essentielle.

Ces observations sur la sensibilisation généralisent l'idée « d'adaptation préalable à l'excitant ». Il est possible que d'autres facteurs interviennent dans le comportement géotropique : pour *Automeris*, par exemple, la période précédant les mues entraîne des modifications des réactions géotropiques qu'il n'a pas été possible de préciser suffisamment au cours de ces recherches. Ces faits nous éloignent d'autant plus du schéma mécaniste loebien que les organismes sont plus évolués. Ils nous conduisent à aborder le géotropisme non comme une réaction mécanique mais comme un comportement global, inséparable, en général, des conditions d'existence de l'organisme vivant.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- (1) VON BUDDENBROCK (W.). — a) Tropismen dans Gellhorns Lehrb. *Allg. Physiol.* Leipzig 1931.
b) Grundriss der vergleichenden Physiologie. 1937, 1, 161-205 (chap « Statische Sinnesorgane »).
c) Vergleichende Physiologie 1952, 1, 269-320 (chap. « der statische Sinn »).
- (2) CROZIER (W.J.). — Geotropic orientation of young rats. *Jour. gen. Physiol.*, 1927, 10, 257-29, 519-24.
The geotropic response in Asterina. *Journ. gen. Physiol.*, 1935, 18, n° 5, p. 729-737.
On the geotropic orientation of *Helix*. *Journ. gen. Physiol.* 1935, 18, 659-667.

CROZIER (W.J.), PINCUS (G.). — On the geotropic orientation of young mammals. *Journ. gen. Physiol.*, 1928, 11, 789-802.

CROZIER (W.J.), PINCUS (G.). — Analysis of the geotropic orientation of young rats. — *Journ. gen. Physiol.*, 1931, 15, 201-223, 243-256 ; 1932, 15, 421-462 ; 1933, 16 ; 1935, 19 ; 1936, 20, 111-144.
- (3) FRANCKEL (G.). — Die Grabbewegung der Soleniden. *Ztscht. vergl. Physiol.* 1927, 6.
- (4) HOVEY (H.B.). — The nature of the apparent geotropism of young rats. *Physiol. Zool.* 1928, 1, 550-560.
- (5) HUNTER (S.W.). — The mechanisms involved in the behavior of white Rats on the inclined plane. *Nourn. gen. Psychol.* 1931, 5, 295-310.

HUNTER (W.S.). — The behavior of the white rat on inclined planes. *Ped. Sem. Journ. gen. Psychol.* 1927, 34, 299-332.

HUNTER (S.W.). — L'analyse du géotropisme chez le rat blanc. *Journ. de Psychol.* n. et p. 1931, 28, 456-469.
- (6) JAEGER (Hildegard). — Untersuchungen über die geotektischen Reaktionen verschiedener Evertlebraten auf schiefer Ebene. *Zool. Jb. Physiol.* 1932, 51, 289-320.
- (7) KOEHLER (O.). — Ueber die Geotaxis von Paramoecium. *Arch. f. Protisten K.* 1922, 45, *Arch. f. Protistenk.* 1930, 70.
- (8) KREIDL (A.). — Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths II Versuche an Krebsen. *Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien*, 1892, 102.
- (9) LOEB (J.). — a) Die Orientierung der Tiere gegen die Schwerkraft der Erde (tierischer Geotropismus). *Sitz. Ber. Wurzb. Physiol. Med. Ges.* 1888.
b) Ueber Geotropismus bei Tieren. *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1891, 49, 175-189.
c) Le rôle des tropismes en Psychologie, 6° Congrès Inter. de Psychologie, Genève, 1909, reprod. in : « La conception mécanique de la vie ». Paris 1933.
d) Die Tropismen. Winterstein's Handbuch der vergl. *Physiol.* 1911, 4, 451-519.

- (10) PIÉRON (H.). — *a*) Le rôle des statocystes chez les Mollusques et les données fournies par l'étude du géotropisme des Limaces. *C. R. Soc. Biol.* nov. 1927, 97, 1390.
b) Sensibilité à la pesanteur et réactions géotropiques chez les Limaces. Dissociation des lois d'excitation et des facteurs d'incitation réactionnelle. *Ann. Physiol. et physico-chimie biol.* 1928, 4, 44-63.
c) Sens statique et géotropisme chez les Limaces. Remarque sur la notion de tropisme. *Journ. de Psychol.* 1929, 26.
- (11) RABAUD (Et.). — Stéréotropisme et géotropisme. *Vie et Milieu* 1951, 2, fasc. 3, 289-300.
- (12) VIAUD (G.). — *a*) Les tropismes. Paris 1951 ; voir le géotropisme p. 46-56.
b) Taxies et tropismes dans le comportement instinctif ; dans « L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme ». Colloque Singer-Pollignac, 1954, éd. 1956, 5-49.
- (13) WOLF (E.). — Geotropism of *Agriolimax*. *J. Gener. Physiol.* 1927, 10, 757-765.
-

EXPÉRIENCES SUR LA RÉACTION SKIOPTIQUE ET SUR LA PHOTORÉCEPTION CHEZ *LIMNAEA STAGNALIS* L.

par Jean MÉDIONI,
Faculté des Sciences de Strasbourg,
Laboratoire de Psychologie animale.

Les données expérimentales sur les réactions à la lumière et sur la photoréception des Limnées sont relativement peu nombreuses. A notre connaissance, les premières sont dues à Graber (1884), qui indique que ces Mollusques sont « leucophiles », c'est-à-dire qu'ils recherchent les endroits éclairés, de préférence aux endroits obscurs.

Ce résultat est confirmé par Willem (1892), auteur de la première étude expérimentale d'ensemble sur la photoréception des Gastéropodes Pulmonés. Dans ce groupe, la vision des formes serait très mauvaise, en particulier chez les Basommatophores (genres *Limnaea*, *Planorbis*, *Physa*). Chez *Limnaea stagnalis*, cela s'expliquerait en partie par la présence, au-dessus et en avant de l'œil, d'un vaste sinus sanguin où confluent tous les vaisseaux de la région oculaire et tentaculaire. Les objets en mouvement ne seraient pas mieux perçus que les formes immobiles. Enfin Willem a montré que la Limnée et les autres Pulmonés possèdent une sensibilité photique extra-oculaire bien développée, permettant à des animaux aveuglés expérimentalement de s'orienter conformément à leur plus ou moins grande leucophilie dans un appareil à choix à deux compartiments (l'un obscur, l'autre éclairé).

La *réaction skioptique*, ou retrait brusque de l'animal dans sa coquille, en réponse à la projection d'une ombre sur son corps, a été mise en évidence chez *Limnaea stagnalis* par les expériences classiques de Piéron (1909-1910). Cet auteur a montré notamment que la réaction skioptique subit, à la suite d'obscurations répétées, une extinction provisoire qui peut être considérée comme une forme élé-

mentaire de mémoire. L'évanouissement du « souvenir » suit une loi très analogue — aux paramètres près — à la loi de l'oubli établie par Ebbinghaus et par Henri pour la mémoire humaine.

Föh (1932), sur *Helix pomatia*, a fait une étude quantitative très soignée de la réaction skioptique, en fonction de l'intensité de la lumière blanche, de la densité de l'ombre et de la durée de l'obscurisation. Confirmant les anciens résultats de Nagel (1894), Föh a montré que la réaction skioptique de l'Escargot est à point de départ exclusivement extra-oculaire: les Escargots réagissent à l'obscurisation localisée de différentes parties de leur corps, mais jamais à une obscurisation de la tête et des yeux. Quelques expériences sur la Limnée complètent ce travail, dont l'objet principal était de vérifier, chez les Gastéropodes, la validité des relations expérimentales sur lesquelles Hecht a fondé sa théorie photochimique de l'excitation lumineuse.

Tous ces travaux concernent des réactions à la lumière blanche. Dans un mémoire de 1934, Liche rapporte des expériences sur la sensibilité de la Limnée à des lumières colorées. Selon lui, ce Mollusque serait doté d'un sens chromatique lié à l'intégrité des yeux; des Limnées aux yeux détruits seraient encore capables de discriminer des lumières d'après leur luminosité, mais non plus d'après leur qualité chromatique. Malheureusement, les expériences de Liche sont très critiquables, car il a comparé l'effet de lumières colorées d'égale énergie, et non d'égale brillance subjective (ou « phanie »). Et comme il s'est borné à des comparaisons par paire, il est impossible de tirer de ses résultats des indications valables concernant au moins la sensibilité spectrale, sinon la vision discriminative des couleurs.

Le présent travail a pour but:

1° de préciser la nature et les modalités de la réaction skioptique chez *Limnaea stagnalis*;

2° de montrer, à l'aide de preuves expérimentales nouvelles, que cette réaction dépend avant tout de la sensibilité photique extra-oculaire;

3° de déterminer la courbe de la sensibilité spectrale extra-oculaire, grâce à une technique fondée sur l'observation de la réaction skioptique.

I. — Observations sur la nature et les modalités de la réaction skioptique

Plaçons une Limnée, en chambre noire, dans un cristallisoir contenant 1 cm de hauteur d'eau (ce qui oblige l'animal à ramper sur le fond); éclairons ce cristallisoir d'en haut, à l'aide d'une lampe de microscopie, puis attendons que la Limnée soit bien étendue dans le champ lumineux. En interposant un écran opaque entre la lampe et le cristallisoir, pendant une seconde environ, nous pourrions observer une rétraction plus ou moins prononcée d'un ou des deux tentacules, ou, éventuellement, de toute la région céphalique de la

Limnée; le temps de réaction est très appréciable et peut atteindre deux secondes.

La réaction observée présente un caractère ambigu, car nous ne savons pas au juste quel est le stimulus réactogène. Est-ce le mouvement de l'ombre ? Est-ce la diminution brusque de l'éclairement, ou au contraire son augmentation soudaine après le passage de l'écran ? Cette incertitude est facile à résoudre : car les rétractions des tentacules et de la tête s'observent aussi quand on se borne à éteindre la lumière expérimentale, soit pendant une fraction de seconde, soit pendant un temps supérieur au temps de réaction. Il s'ensuit que nous avons affaire à une réaction skioptique, et non photoptique (l'animal réagissant à la diminution de l'éclairement, et non à son augmentation); de plus, la perception d'une ombre *en mouvement* n'est pas nécessaire au déclenchement de cette réaction.

Toutefois, le rôle de ce dernier stimulus n'est pas négligeable. Certaines de nos observations montrent en effet qu'il agit en renforçant le stimulus skioptique principal : car les rétractions causées par une ombre en mouvement sont plus vigoureuses que celles produites par la simple extinction d'une lampe (toutes choses égales d'ailleurs). En outre, quand survient l'évanouissement de la réaction skioptique, par suite de l'extinction *répétée* de la lampe, il est souvent possible de susciter encore cette réponse à l'aide d'une ombre mobile.

Il est d'ailleurs relativement aisé de trouver des conditions dans lesquelles la réaction skioptique de la Limnée ne subit pas d'extinction : c'est ainsi que le passage brusque, toutes les 90 secondes, d'un éclairement de 1 200 lux à un éclairement de 60 lux, m'a permis d'observer, chez certains individus, une *centaine* de rétractions consécutives, sans affaiblissement notable dû à la répétition du stimulus (voir aussi les résultats concordants de Föh). Mais l'emploi de lumières moins intenses et, surtout, d'une fréquence de répétition plus élevée, permettent de constater l'affaiblissement graduel, puis l'évanouissement de la réaction, étudiés quantitativement par Piéron. Il existe d'ailleurs une relation directe entre l'intensité lumineuse d'adaptation et la persistance de la réaction skioptique, comme en témoignent les résultats consignés dans le tableau I (observations faites sur un lot de 25 Limnées; obscurations à 100 %, répétées à des intervalles de 30 secondes).

TABLEAU I

Éclairement d'adaptation (lux)	Nombre moyen de rétractions avant évanouissement de la réaction skioptique
5	1/8
50	4
500	7 1/4

L'existence d'une réaction photoptique, chez l'Escargot et chez la Limnée, a été niée par Föh. En fait, nos propres observations montrent que cette réaction est difficile à provoquer, mais qu'elle existe bel et bien, au moins chez la Limnée : les conditions les plus favorables sont celles qui comportent une augmentation très rapide et très considérable de l'éclairement (par exemple, passage brusque de 60 à 1 200 lux, ou, mieux, éclair d'un « flash » électronique). La réaction photoptique est différente de la réaction skioptique : la Limnée ramène sa coquille vers l'avant, de manière à l'interposer entre la source lumineuse et la partie antérieure de son corps, mais *on n'observe jamais de rétraction des tentacules*. Ce phénomène se produit très régulièrement chez certains individus, mais il n'est pas général. Par conséquent, la réaction photoptique de la Limnée se prête mal à des expériences sur la photoréception.

En résumé, l'ensemble des observations ci-dessus permet de définir la réaction skioptique de la Limnée comme une rétraction des tentacules ou de toute la tête, en réponse à une diminution rapide de l'éclairement du corps. Le mouvement de l'ombre accroît son pouvoir réactogène, mais n'est pas indispensable. Dans les meilleures conditions, la réaction skioptique peut être reproduite un très grand nombre de fois successives. La réaction photoptique et la réaction skioptique sont qualitativement différentes.

II. — *Rôle respectif de l'œil et de la sensibilité photique extra-oculaire dans le déclenchement de la réaction skioptique.*

A. — Une très simple observation établit indiscutablement l'intervention d'une photoréception de nature extra-oculaire dans le déterminisme de la réaction skioptique. Avec le dispositif expérimental décrit plus haut (p. 125), on peut déplacer *très lentement* un écran opaque entre la Limnée rampant sur le fond du cristalliseur et la lampe, de manière à projeter une ombre mouvante, d'abord sur la région caudale, puis sur la coquille, enfin sur la région antérieure et la tête de la Limnée. Dans ces conditions, on constate souvent que la rétraction des tentacules se produit bien avant que l'ombre ait atteint les yeux. Il suffit même, parfois, d'amener l'ombre au niveau du bord postérieur de la coquille pour provoquer une réaction skioptique parfaitement typique. Ces faits imposent la conclusion suivante : les téguments de la Limnée sont sensibles à la lumière.

B. — Des observations très soigneuses de Föh sur l'Escargot ont montré que la peau de ce mollusque n'est pas également sensible aux obscurations en tous ses points, certaines régions des téguments étant à l'origine de rétractions plus régulières et plus vigoureuses que d'autres régions. La sole pédieuse de l'Escargot est insensible aux obscurations, de même que la tête, les tentacules et les yeux (pédonculés). La zone la plus sensible aux stimuli skioptiques serait celle du bord antérieur de la coquille, la sensibilité

diminuant graduellement vers l'arrière et s'annulant au niveau de la queue. Chez *Limnaca stagnalis*, la répartition de la photosensibilité tégumentaire est la même que chez l'Escargot, nous avons pu le vérifier. Toutefois, il y a une différence importante entre les deux espèces : car la tête et les tentacules de la Limnée sont très sensibles aux obscurations, au même titre que la région immédiatement post-céphalique (celle du bord antérieur de la coquille). Comme les yeux des Limnées — contrairement à ceux des Escargots — sont sessiles, la méthode des obscurations localisées est impuissante à déterminer si ces organes ont une part dans le déclenchement de la réaction skioptique. Pour résoudre cette question, nous avons institué d'autres expériences.

C. — Tout d'abord, nous avons mesuré le seuil de la réaction skioptique chez des Limnées normales et chez des Limnées aux yeux détruits.

Technique. — Un échantillon de 21 Limnées a été préalablement sélectionné parmi une pêche plus abondante, d'après le critère suivant : obtention de 8 rétractions au moins, en réponse à 10 obscurations se succédant à des intervalles de 10 secondes (éclairage d'adaptation : 500 lux ; durée de l'obscurité : une demi-seconde). Grâce à cette sélection préliminaire, nous avons disposé d'un échantillon expérimental dont la réactivité à des stimuli skioptiques était particulièrement bonne. Les Limnées sélectionnées ont été élevées en aquarium, au laboratoire, et nourries régulièrement.

L'expérience a consisté à recenser le nombre d'animaux réagissant à l'extinction complète de lumières blanches d'intensités variant entre 0,35 et 350 lux (obscurations à 100 % dans tous les cas). Pour graduer l'éclairage, nous avons utilisé une source lumineuse constante (lampe de microscopie) et un jeu de filtres neutres. Après une adaptation à l'obscurité de 30 minutes environ, chacune des Limnées était successivement mise en expérience dans un cristallin de 10 cm de diamètre, éclairé d'en haut. Au bout de 5 minutes d'adaptation à la lumière expérimentale, un seul stimulus skioptique était administré : il consistait dans l'extinction complète de la lampe, à l'aide d'une clé de Morse, pendant une demi-seconde environ. Cette durée est largement inférieure au temps de réaction ; par conséquent, l'extinction de la lampe ne gênait pas les observations, qui ont porté sur deux points :

a) Proportion des Limnées de l'échantillon expérimental réagissant à l'extinction d'une lumière d'intensité donnée ;

b) Force de la rétraction éventuellement observée. — Pour quantifier les observations portant sur la vigueur de la réaction, le « code » suivant fut établi :

- 0 pas de réaction skioptique observable.
- + ébauche de rétraction d'un ou des deux tentacules.
- + + rétraction vigoureuse d'un ou des deux tentacules.

- +++ rétraction vigoureuse des deux tentacules, avec début de retrait de la tête dans la coquille.
++++ rétraction complète de la région céphalique dans la coquille.

Nous avons renoncé à tenir compte des réactions les plus faibles, au cours desquelles les Limnées ramènent leur coquille au-dessus de leur tête, sans aucune rétraction tentaculaire visible. Car ce mouvement est ambigu, attendu qu'il se produit aussi au cours de la locomotion normale, en l'absence de toute obscuration.

Après observation des Limnées intactes, les deux yeux de chaque individu ont été soigneusement cautérisés à l'aide d'une fine baguette de verre chauffée. Ce travail requiert beaucoup de patience, car on doit attendre, avant d'intervenir, que les Limnées soient bien étendues hors de leur coquille. Sinon, on risquerait de léser les tentacules. Cette double opération affecte peu les Limnées, qui se comportent normalement au bout d'une demi-heure. Toutefois, et pour plus de précaution, nous avons attendu 24 heures avant de répéter sur les animaux opérés les observations faites sur les animaux intacts. Par la suite, il semble que la cautérisation n'ait causé aucun dommage essentiel, et tous les animaux ont survécu au moins quatre semaines à l'opération.

Toutes les expériences ont eu lieu en chambre noire, à la température de 22 à 24°.

Résultats.

1° La fréquence des réactions skioptiques observées augmente régulièrement avec le logarithme de l'éclairement d'adaptation selon une courbe sigmoïde: à 0,35 lux, on n'observe aucune réaction; à 350 lux, les Limnées réagissent toutes. Si on définit conventionnellement le seuil de la réaction skioptique comme l'éclairement donnant lieu à une réaction chez la moitié des individus, on obtient, par interpolation graphique, une valeur très voisine de 13 lux, *aussi bien pour les animaux aveuglés que pour les Limnées aux yeux intacts* (Figure 1).

2° La force moyenne des réactions skioptiques (évaluée par la somme des signes « + » obtenus par l'ensemble de l'échantillon) augmente également, suivant une courbe en S, avec le logarithme de l'éclairement d'adaptation. Le point d'inflexion de cette courbe correspond à un éclairement de 12 à 13 lux. La réactivité des animaux aveuglés expérimentalement ne diffère nullement de celle des animaux intacts (Figure 2).

Ces résultats prouvent que le rôle de l'œil dans le déclenchement de la réaction skioptique est insignifiant, sinon nul, et que cette réaction est avant tout due à l'excitation d'un système photorécepteur extra-oculaire. La nature possible de ce système est discutée plus loin.

Nos résultats suggèrent aussi que le taux de Limnées réagissant à une obscuration et la force moyenne des réactions peuvent être

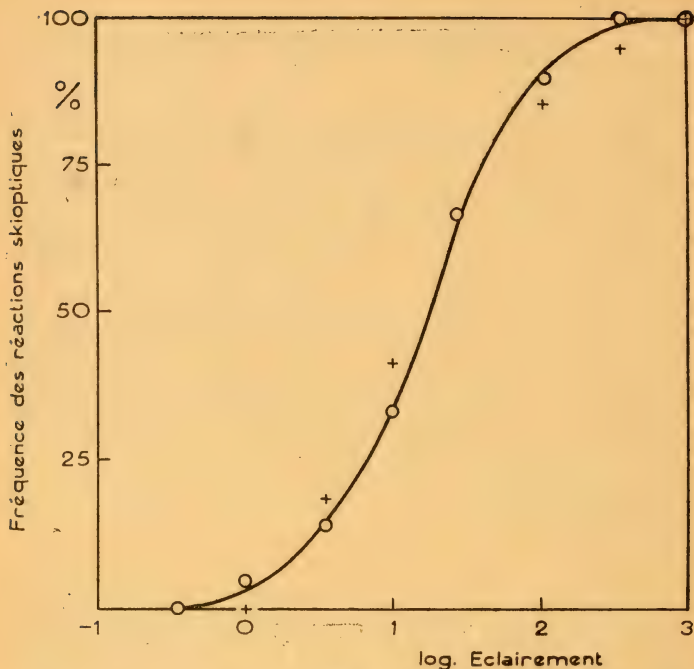


Fig. 1

Variation de la proportion des Limnées de l'échantillon expérimental présentant la réaction skioptique (ordonnées), en fonction du log. de l'éclaircement d'adaptation mesuré en lux (abscisses). Les cercles désignent des mesures faites sur les Limnées intactes, et les croix, des mesures faites sur les mêmes animaux après destruction des yeux. L'ensemble des mesures peut être représenté par une seule courbe en S, symétrique par rapport à son point d'inflexion. L'abscisse de ce point correspond à un éclaircement de 13 lux (seuil moyen).

utilisés comme deux indices concordants de la brillance subjective (ou phanie) de la lumière. A l'aide de lumières spectrales d'égale énergie, il doit alors être possible de déterminer la courbe de la sensibilité spectrale extra-oculaire de la Limnée. C'est d'ailleurs ce principe que Hecht (1921) a appliqué dans ses recherches sur la sensibilité spectrale de la Mye des sables.

III. — *Expériences sur la sensibilité spectrale extra-oculaire*

Technique. — Un deuxième échantillon, comportant 20 Limnées, a été sélectionné selon les critères indiqués plus haut, et élevé en aquarium au laboratoire.

L'expérience a consisté à recenser les Limnées réagissant à l'ex-

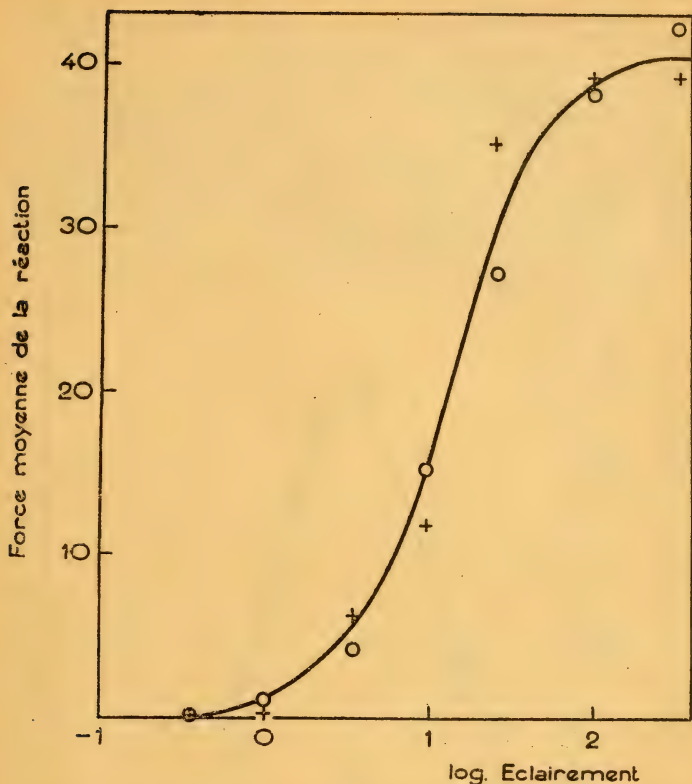


Fig. 2

Variation de la force moyenne de la réaction skioptique (ordonnées), en fonction du log. de l'éclaircement d'adaptation mesuré en lux (abscisses). La force moyenne de la réaction, pour chaque intensité lumineuse, est évaluée par la somme des signes "+" pour tout l'échantillon expérimental. Les deux séries de points expérimentaux (mêmes conventions que figure 1) se distribuent autour d'une seule courbe en S, symétrique par rapport à son point d'inflexion. L'abscisse de ce point correspond à un éclaircement de 12 à 13 lux (seuil moyen).

finction d'une lumière spectrale, et à noter la force des réactions observées. Les observations ont été ensuite répétées, sur le même échantillon, avec d'autres lumières spectrales de même énergie. Toutes ces lumières ont été obtenues à l'aide d'une série de 12 filtres interférentiels « Balzers », dont la largeur de bande à 50 % ne dépassait en aucun cas 15 m μ . Les énergies transmises ont été égalisées, après mesures radiométriques, à l'aide d'un jeu de filtres neutres.

Avant chaque série expérimentale, les Limnées ont été adaptées à l'obscurité pendant 30 minutes. Les expériences ont eu lieu en chambre noire, à la température de 22 à 24° C.

La force moyenne des rétractions en lumières monochromatiques a toujours été rapportée à la force moyenne des rétractions dues à l'extinction d'une lumière blanche de comparaison (Eclairement = 500 lux), les mesures en lumière blanche étant toujours faites immédiatement après les mesures en lumière monochromatique, pour chaque longueur d'onde. Cette méthode nous a permis d'éliminer l'influence des variations dans le temps de la réactivité des animaux. Cette variabilité était d'ailleurs faible.

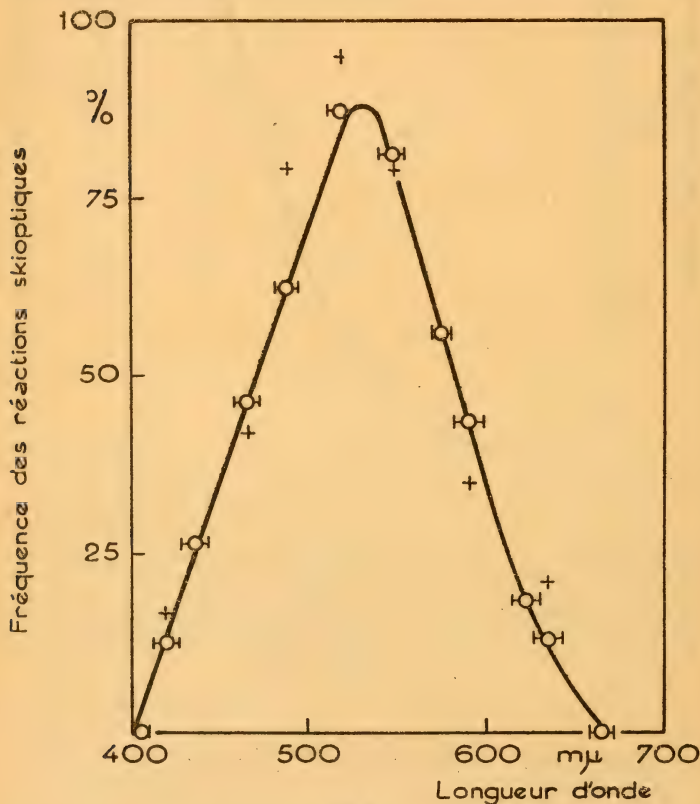


Fig. 3

Variation de la proportion des Limnées présentant la réaction skioptique (ordonnées) en fonction de la longueur d'onde de la lumière d'adaptation (abscisses). Cette proportion est maximum vers 520 mμ, avant comme après destruction des yeux (mêmes conventions graphiques que figure 1).

Résultats.

1° Chez les Limnées aux yeux intacts, la phanie ou brillance subjective de lumières spectrales dont les longueurs d'onde sont comprises entre 405 et 665 $m\mu$, varie selon une courbe en cloche à peu près symétrique, dont le maximum se situe à 520 $m\mu$ environ. Les deux indices de phanie employés (pourcentage de réactions skioptiques observées, force relative des rétractions) donnent, à cet égard, des indications absolument concordantes. A 405 $m\mu$ (violet) et à 665 $m\mu$ (rouge), on n'observe plus aucune réaction skioptique, ce qui semble montrer que les Limnées ne perçoivent plus ces radiations, ou y sont du moins fort peu sensibles (Figures 3 et 4).

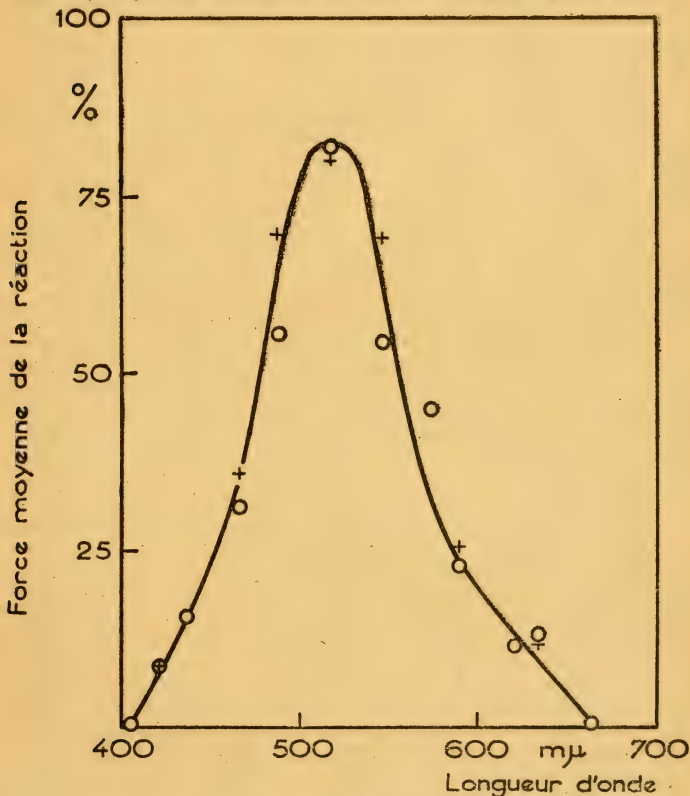


Fig. 4

Variation de la force moyenne de la réaction skioptique (ordonnées), en fonction de la longueur d'onde de la lumière d'adaptation (abscisses). La force moyenne de la réaction est évaluée en % de la force moyenne dans une lumière blanche d'adaptation de 500 lux. Le maximum de la courbe se situe vers 520 $m\mu$, avant comme après destruction des yeux (mêmes conventions graphiques que figure 1).

2° De nouvelles observations, faites sur les mêmes animaux après destruction des yeux, n'indiquent aucune modification de la sensibilité spectrale consécutive à cette opération (Figures 3 et 4).

IV. — Discussion

La réaction skioptique est très répandue chez les Invertébrés : on la rencontre principalement chez les Annélides tubicoles et chez les Mollusques (Lamellibranches et Gastéropodes), mais également chez le Lombric, chez des Oursins, chez le Balane, chez la larve du Moustique. Elle a même été signalée chez un Vertébré, la Tortue *Testudo ibera*. Chez toutes ces formes, il semble qu'elle ait la même signification biologique : évitement d'un ennemi spécifique ou d'un danger quelconque. En tout cas, ce fait a été bien établi par Piéron en ce qui concerne la Limmée.

Par contre, le rôle biologique de la réaction photoptique, qui est aussi très répandue, semble moins évident. Rappelons que cette réaction s'observe parfois chez la Limmée, contrairement aux assertions de Föh, et qu'elle diffère, au point de vue moteur, de la réaction skioptique. Cette diversité dans les réactions motrices ne correspond-elle pas à une différence concernant les photorécepteurs responsables de l'excitation ? Une telle hypothèse serait évidemment gratuite, si l'on ne connaissait déjà d'autres exemples analogues parmi les espèces « photoskiptiques » (pour reprendre le terme de Nagel, 1894) : ainsi, Koller et von Studnitz (1934) ont montré que la Mye des sables réagit de deux façons différentes à l'élévation et à l'abaissement rapides de l'éclairement environnant, et que les deux types de réactions sont commandés par des photorécepteurs cutanés différents. Unteutsch (1937, cité par von Studnitz 1940) a prouvé que la réactivité photoptique segmentaire du Lombric décroît rapidement de la tête et de la queue vers le milieu du corps, en relation avec la distribution de photorécepteurs décrits et identifiés dès 1925 par W. N. Hess.

Pour revenir à la réaction skioptique, le passage d'une ombre en mouvement est un stimulus complexe, comportant deux éléments : la diminution rapide de l'intensité lumineuse et le déplacement de l'ombre. Comme le signale von Buddenbrock (1930), le pouvoir réactogène respectif de ces deux éléments varie considérablement selon les espèces : *Balanus improvisus* est indifférent au mouvement de l'ombre, tandis que, chez l'Annélide Polychète *Branchiomma* et chez le Lamellibranche *Arca*, c'est uniquement le mouvement, indépendamment de toute variation d'éclairement, qui provoque la réaction improprement appelée « skioptique ». *Pecten maximus* et *Pecten varius*, présentent, en plus de la réponse à un mouvement perçu visuellement, un « Schattenreflex » au sens strict. Chez la Limmée, la situation semble encore différente : le mouvement perçu est incapable, à lui seul, de provoquer la réaction skioptique, mais il renforce l'efficacité d'une simple diminution d'éclairement. A première vue, on pourrait donc conclure à l'existence d'une relation de subordination entre les deux stimuli associés. Encore faudrait-il établir

par l'expérience qu'il n'existe pas de conditions optimales d'amplitude et de vitesse du mouvement, dans lesquelles celui-ci pourrait devenir réactogène indépendamment de toute obscuration. Cette question mériterait d'être approfondie, dans le cadre d'une étude sur la perception visuelle du mouvement.

Le stimulus skioptique « simple », consistant uniquement dans une diminution de l'éclairement auquel l'animal est adapté, présente encore un certain caractère de complexité, qui ressort des expériences de Föh sur l'Escargot et sur la Limnée. Cet auteur a montré que la force de la réaction skioptique dépend à la fois de l'intensité de la lumière d'adaptation et de l'intensité de l'obscuration: la réaction est d'autant plus forte que l'éclairement initial est plus intense et que l'obscuration est plus complète. Nos expériences nous ont permis de vérifier la première de ces relations dans le cas particulier où l'obscuration est totale. Il s'ensuit que la valeur du seuil réactionnel, tel que nous l'avons déterminé, est relative aux conditions de l'obscuration. Ce seuil serait certainement plus élevé si le stimulus employé avait consisté dans une obscuration de 50 %, par exemple (éclairement diminué de moitié). Pour évaluer l'intensité d'un stimulus skioptique, il faut donc prendre en considération à la fois l'obscuration absolue ($-\Delta I$) et l'obscuration relative ($-\Delta I/I$).

L'expérience nous ayant appris que les yeux des Limnées n'interviennent pas dans le déterminisme de leur réaction skioptique, quelle hypothèse pouvons-nous émettre, concernant la nature du système photorécepteur dont dépend cette réaction? En tenant compte de toutes les données actuellement connues sur la photoréception extra-oculaire, nous pouvons envisager deux possibilités. Ou bien la réaction skioptique dépend de la « sensibilité dermatoptique » au sens strict, c'est-à-dire de la sensibilité photique banale de tissus non-différenciés quant à la photoréception; ou bien ce sont des photorécepteurs différenciés, disséminés dans les téguments, qui commandent la rétraction au passage d'une ombre. Ces deux types de systèmes photosensibles sont, l'un et l'autre, très répandus chez les Animaux, et aussi chez les Végétaux.

L'existence du premier a été très bien établie, en particulier par les recherches de Viaud (1950) sur le phototropisme des animaux inférieurs: les Cladocères, les Rotifères, les Planaires sont d'autant plus attirés par des lumières monochromatiques que leur longueur d'onde est plus courte. Cette photocinèse causée par les radiations les plus réfrangibles du spectre visible est indépendante de la présence des yeux; elle se retrouve aussi dans les mouvements de la ciliature de certains epithelia absolument indifférenciés quant à la photoréception: l'amplitude des battements ciliaires est inversement proportionnelle à la longueur d'onde éclairante (résultats de Viaud, 1942, sur l'epithelium pharyngien de la Grenouille et l'epithelium branchial de la Moule et de l'Anodonte).

Quant à la présence, dans la peau ou dans d'autres tissus du corps, d'organes photorécepteurs plus ou moins différenciés, elle

est bien connue depuis les travaux de R. Dubois (1892) sur la Pholade dactyle et ceux, déjà cités, de W. N. Hess sur le Lombric. Hecht (1920-21, 1928), d'une part, et Koller et von Studnitz, d'autre part, ont montré que les organes photorécepteurs du siphon de la Pholade et de la Mye présentent une sensibilité maximale aux radiations spectrales du milieu du spectre visible (entre 500 et 575 m μ , selon les cas), c'est-à-dire qu'ils se comportent comme des yeux véritables dotés d'un système pigmentaire ayant son maximum d'absorption dans la même bande de radiations.

Il résulte des expériences relatées plus haut que la sensibilité extra-oculaire des Limnées est maximale à 520 m μ . C'est donc une première indication en faveur de l'existence de photorécepteurs différenciés disséminés dans les téguments, qui seraient à l'origine de la réaction skioptique. Cette hypothèse est étayée par l'existence de variations locales de la sensibilité skioptique, qui est maximale dans la région céphalique et immédiatement post-céphalique, et nulle à la face inférieure du pied. Pour prouver cette hypothèse, il serait, bien entendu, nécessaire de faire l'étude histologique des téguments de la Limnée, d'identifier des formations photoréceptrices tant soit peu différenciées et de montrer qu'il existe une concordance entre la sensibilité skioptique des différentes parties du corps et la répartition anatomique des organes photorécepteurs.

RÉSUMÉ

1. La réaction skioptique de *Limaea stagnalis* consiste dans une rétraction des tentacules ou de toute la tête, en réponse à une diminution rapide de l'éclairement ambiant.

2. Le pouvoir réactogène du stimulus skioptique est accru par le déplacement d'une ombre sur le corps du Mollusque.

3. La Limnée présente également une réaction photoptique, ou réponse à une augmentation soudaine de l'éclairement. Cette réponse, qui a également pour effet de mettre la tête à l'abri de la coquille, est moins constante que la réaction skioptique; elle met en jeu des effecteurs différents.

4. Des expériences d'obscurations localisées et d'ablation des yeux prouvent que ces organes n'ont qu'une part très restreinte dans le déterminisme de la réaction skioptique.

5. La sensibilité spectrale extra-oculaire, déterminée par l'observation des réponses à l'obscuration de lumières monochromatiques d'égale énergie, présente un maximum dans la région moyenne du spectre visible (520 m μ). Les limites du spectre visible pour la Limnée sont approximativement 405 et 665 m μ .

6. La photoréception extra-oculaire de la Limnée n'est sans doute pas une sensibilité photique banale du protoplasme. Elle s'effectue vraisemblablement par l'intermédiaire d'yeux rudimentaires disséminés dans la peau.

BIBLIOGRAPHIE

- VON BUDDENBROCK (W.). — Untersuchungen über den Schattenreflex. — *Z. f. vergl. Physiol.*, 1930, 13, 164-213.
- DUBOIS (R.). — Anatomie et Physiologie comparée de la Pholade Dactyle, 1892.
- FÖH (H.). — Der Schattenreflex bei *Helix pomatia* nebst Bemerkungen über den Schattenreflex bei *Mytilus edulis*. — *Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. der Tiere*, 1932, 52, 1-78.
- GRABER (V.). — Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag-Leipzig 1884.
- HECHT (S.). — The relation between the wave-length of light and its effect on the photosensory process. — *J. gen. Physiol.*, 1920-21, b III, 375 (cité d'après Koller et von Studnitz).
- HECHT (S.). — The relation of time, intensity and wave-length in the photosensory system of *Pholas*. — *J. gen. Physiol.*, 1928, 11, 657-72.
- HESS (W.N.). — Photoreceptors of *Lumbricus terrestris*, with special reference to their distribution, structure and function. — *J. Morph. and Physiol.*, 1925, 41, cité d'après von Studnitz (1940).
- KOLLER (G.), VON STUDNITZ (G.). — Über den Licht- und Schattenreflex von *Mya arenaria*. — *Z. f. vergl. Physiol.*, 1934, 20, 388-404.
- LICHE (H.). — Über die photischen Reaktionen bei der Schlammschnecke *Limnaea stagnalis* L. — *Bull. Intern. Acad. Polonaise*, Année 1934, Série B (Sciences naturelles), fasc. II, 233-49.
- NAGEL (W.). — Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. — *Biol. Centralblatt*, 1894, 14, 385-90.
- NAGEL (W.). — Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. *Biol. Centralblatt*, 1894, 14, 810-3.
- PIÉRON (H.). — L'adaptation aux obscurations répétées comme phénomène de mémoire chez les animaux inférieurs. La loi de l'oubli chez la Limnée. — *Arch. de Psychol.*, 1909, 9, 39-50.
- VON STUDNITZ (G.). — Physiologie des Sehens. — Leipzig 1940.
- VIAUD (G.). — Action de la lumière sur quelques cellules ciliées (étude quantitative). — *C.R. de Physique biol. de France*, 1942, 16, 128-9.
- VIAUD (G.). — Le phototropisme chez les Cladocères, les Rotifères et les Planaires. — *Année biol.*, 1951, 27, 365-78.
- WILLEM (V.). — La vision chez les Gastropodes Pulmonés. — *Arch. de Biol.*, 1892, 12, 57-98.
-

SUR LE DÉTERMINISME DU CHANGEMENT DE SENS DES RÉACTIONS DANS LE GALVANOTROPISME POLYPHASIQUE

par G. VIAUD

Laboratoire de Psychologie animale, Strasbourg

I. *Position du problème.* — Nous avons été frappé depuis longtemps par le fait que le galvanotropisme animal se présente sous deux formes :

1° *galvanotropisme monophasique*: l'animal se dirige toujours, quelle que soit l'intensité du courant continu au-dessus du seuil réactionnel d'orientation, vers la même électrode, qui est généralement la cathode ;

2° *galvanotropisme polyphasique*: l'animal se dirige d'abord vers la cathode, pour des intensités supra-liminaires du courant, puis, au bout d'un certain temps d'exposition, se tourne vers l'anode et nage ou rampe dans cette direction. Il arrive que ce comportement se réduise à deux phases, une phase cathodique de faible durée, une phase anodique de longue durée (*galvanotropisme biphasique*) ; il arrive aussi qu'il y ait plusieurs phases alternantes : phase cathodique, phase anodique, phase cathodique, phase anodique, etc., les phases anodiques étant généralement de plus longue durée que les phases cathodiques (*galvanotropisme polyphasique*).

Les formes animales paraissent se partager en deux grands groupes quant aux aspects de leur comportement galvanotropique :

1° *les formes à galvanotropisme monophasique* : exemple : les Paramécies, les Planaires ;

2° *les formes à galvanotropisme bi-ou polyphasique* ; exemple : les Echinodermes (étudiés par F. Scheminsky), les Gammarus (Rose), les têtards de Grenouille, les Poissons.

N.B. — Nous rejetons les conclusions des auteurs (par ex. Hyman et Bellamy, 1922) qui sont à l'origine de cette opinion très répandue selon laquelle les Invertébrés seraient généralement galvanotropiques cathodi-

ques et les Vertébrés galvanotropiques anodiques. Nos observations nous ont montré, avec certitude, que les Vertébrés, comme les Invertébrés, peuvent présenter des phases cathodiques : cela dépend de l'intensité du courant et du temps d'exposition. Nous confirmons ainsi les conclusions d'anciens auteurs (Hermann et Mathias, 1885-94; Blasius et Schweizer, 1893; Ewald, 1894) selon lesquelles les Vertébrés (têtards de Grenouille, alevins de Salmonidés, etc...) sont primairement galvanotropiques cathodiques, secondairement anodiques.

Le problème que nous posons est le suivant : pourquoi y a-t-il des formes animales ne présentant que du galvanotropisme cathodique ; pourquoi d'autres présentent-elles du galvanotropisme polyphasique : quel est le déterminisme du galvanotropisme polyphasique ?

II. *Rappel de notions fondamentales expliquant le galvanotropisme monophasique.* — Les recherches systématiques que nous avons entreprises depuis 1949 sur le galvanotropisme monophasique cathodique des Planaires (*Planaria lugubris*) ont montré en substance que ce comportement dépend :

1° d'une *anisotropie électrique* des tissus de l'organisme (conductance plus grande en sens homodrome qu'en sens antidrome) ;

2° d'une *anisotropie d'excitation* de l'animal (sensibilité au courant plus grande en sens homodrome qu'en sens antidrome) ;

3° de la *loi du maximum d'excitation* (l'animal s'oriente spontanément dans le champ électrique dans le sens où il est le plus excité par le courant — sens homodrome —, c'est-à-dire vers la cathode).

Nous avons retrouvé, dans le déterminisme du galvanotropisme de *Paramoecium caudatum*, les mêmes facteurs et la même loi.

III. — *Application de ces notions fondamentales à l'explication du galvanotropisme polyphasique.* — Les phases cathodiques du galvanotropisme polyphasique s'expliquent de la même manière que le galvanotropisme cathodique monophasique. Nos observations sur des têtards de *Rana fusca* et sur le Poisson *Carassius vulgaris* ont montré :

1° que ces animaux ont une *anisotropie électrique* analogue à celle des Planaires ;

2° qu'ils ont une *anisotropie d'excitation* analogue aussi à celle des Planaires ;

3° que leur réaction galvanotropique primaire (cathodique) obéit également à la *loi du maximum d'excitation*.

IV. *Déterminisme des phases anodiques du galvanotropisme polyphasique.* — Etant donné le sens des anisotropies fondamentales (de conductance et d'excitation) chez les têtards de *Rana* et les Poissons *Carassius*, il est évident que ces animaux, lorsqu'ils deviennent anodiques, recherchent l'orientation dans le courant qui correspond au *minimum d'excitation*. Leur réaction est alors une réaction de fuite ou d'évitement. C'est bien ainsi qu'elle a été caractérisée par plusieurs auteurs : F. Scheminsky (1931) parle de « réaction anodiques dues à la fatigue » chez les Echinodermes ; M. F. Canella (1937) dit

que les Poissons fuient « l'électrode excitante » ou cathode, et appelle cette réaction, qui contraste avec les réactions cathodiques par son caractère adaptatif, du « *pseudogalvanotropisme* ». Le même auteur ajoute que les Poissons, dans leurs réactions anodiques, peuvent même chercher à échapper à l'action gênante du courant, si celui-ci est fort, en bondissant hors de la cuve à électrodes. Nous avons également observé ces faits.

Ainsi, nous savons pourquoi tous les animaux à galvanotropisme *monophasique* ou *polyphasique* prennent l'orientation cathodique : c'est parce qu'ils ont des anisotropies fondamentales qui sont telles qu'ils s'orientent vers la cathode en vertu de la loi du maximum d'excitation, laquelle loi exprime une *tendance primaire* de leur organisme. Et nous savons aussi pourquoi certains animaux présentent des phases de galvanotropisme anodique : c'est parce qu'ils ne peuvent plus, au-delà d'une certaine intensité du courant ou au-delà d'un certain temps d'exposition, supporter l'action du courant dans la position qui correspond au maximum d'excitation ; ils prennent alors, au moins pendant quelque temps, l'orientation inverse, celle qui correspond au minimum d'excitation.

Il nous reste maintenant à savoir pourquoi certaines formes animales ne présentent que du galvanotropisme cathodique monophasique, tandis que d'autres manifestent du galvanotropisme polyphasique. Cette question constitue le problème principal que nous étudions dans cette communication.

Sa solution nous paraît être donnée essentiellement par un *phénomène de régulation interne*, le phénomène de la « *force électromotrice d'opposition* ».

V. — *Le phénomène général de la force électromotrice d'opposition.* — Quand on fait passer dans le corps d'un animal, suivant son axe longitudinal, un courant électrique continu, l'animal répond en développant une force électromotrice qui tend à s'opposer au passage du courant. Nous l'avons appelée à cause de cela : « *force électromotrice d'opposition* ». Le phénomène se produit, que l'animal soit en position homodrome ou qu'il soit en position antidrome dans le courant d'excitation.

Nous avons mis en évidence ce phénomène chez trois espèces que nous avons étudiées à cet égard : *Planaria lugubris*, têtards de *Rana fusca* et *Carassius vulgaris*, en opérant de la manière suivante (*fig. 1*) : dans un circuit parcouru par un faible courant continu sont placés un galvanomètre très sensible et l'animal d'expérience (électrodes appliquées à l'extrémité antérieure et à l'extrémité postérieure). À la fermeture du circuit, le courant d'excitation commence par faire dévier le spot du galvanomètre dans une certaine direction (*fig. 2*) ; mais le spot ne se stabilise pas immédiatement comme il ferait si, au lieu d'un animal, une résistance métallique était placée entre les électrodes ; au contraire, il revient en arrière assez lentement et finit par se stabiliser sur une certaine division de l'échelle, qui peut être voisine du zéro. Ce fait peut in-

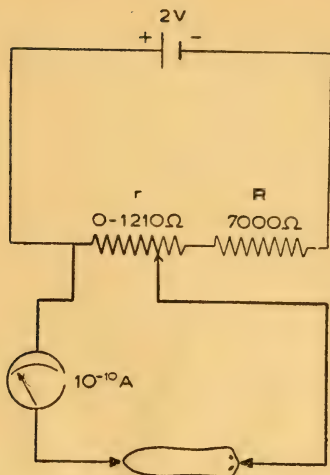


Fig. 1

Appareillage pour la mise en évidence de la f.é.m. d'opposition.

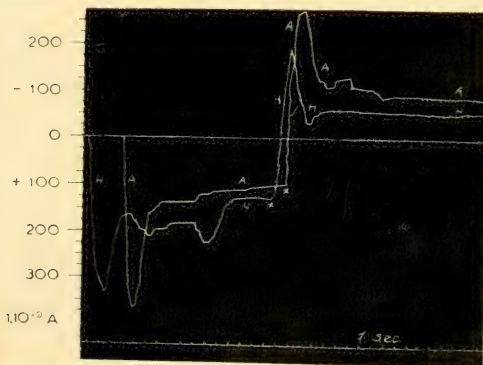


Fig. 2

Enregistrement des déplacements du spot du galvanomètre sous l'influence antagoniste de la f.é.m. d'excitation et de la f.é.m. d'opposition chez les têtards de *Rana fusca*. A, l'animal est en position antidrome ; H, il est en position homodrome. Les croix indiquent le moment où l'on coupe le courant d'excitation.

diquer, soit que la résistance de l'animal augmente au cours du passage du courant d'excitation, soit qu'une f.é.m. s'opposant à ce courant est développée progressivement par l'animal. Les deux hypothèses sont possibles, mais c'est certainement la dernière qui est vraie : car, si, après stabilisation du spot, on coupe le courant d'excitation, on voit le spot reculer brusquement sur une partie plus ou moins grande de l'échelle, puis revenir lentement vers le zéro. Ce dernier fait ne peut être interprété que de la manière suivante : il y a une f.é.m. d'opposition qui agit seule sur le galvanomètre après rupture du courant d'excitation, et qui se dissipe peu à peu.

L'évaluation de la f.é.m. d'opposition est facile à réaliser dans chaque cas : si on connaît la résistance du corps de l'animal (mesurée par ailleurs avec un courant extrêmement faible qui ne développe pour ainsi dire par de f.é.m. d'opposition) ; si on remplace l'animal entre électrodes par une résistance métallique équivalente, on voit jusqu'où le spot dévie sous l'action du courant d'excitation seul ; la différence entre la déviation du spot dans cette condition et sa position de stabilisation quand il est sous la double influence antagoniste de la f.é.m. produisant le courant d'excitation et de la f.é.m. d'opposition, donne aisément la valeur de cette dernière.

Nous avons trouvé, pour tous les animaux étudiés :

1° que la f.é.m. d'opposition croît avec la f.é.m. d'excitation jusqu'à un certain maximum, qu'elle décroît ensuite et finit par s'annuler (fig. 3) ;

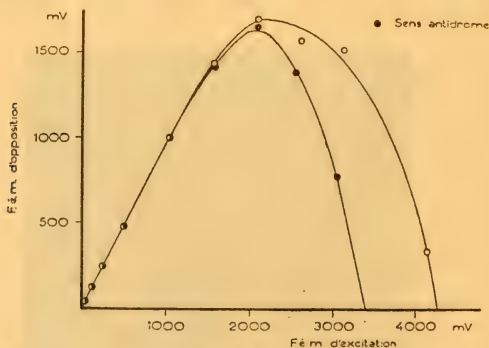


Fig. 3

Variations de la f.é.m. d'opposition en fonction de la f.é.m. d'excitation chez *Planaria lugubris*.

2° que la f.é.m. d'opposition est souvent un peu plus forte quand l'animal est en position homodrome dans le courant d'excitation que quand il est en position antidrome, ce qui n'a rien d'étonnant, puisque, à cause de l'anisotropie de conductance de l'animal, le cou-

rant d'excitation est plus fort en position homodrome qu'en position antidrome pour une même f.é.m. d'excitation.

Mais, si la forme des courbes de variation de la f.é.m. d'opposition en fonction de la f.é.m. d'excitation est la même pour les divers animaux étudiés, par contre les *valeurs critiques de la f.é.m. d'opposition varient grandement suivant les espèces*:

ESPÈCES	VALEUR MAXIMALE de la f.é.m. d'opposition Sens		VALEUR de la f.é.m. d'excitation au max. de la f.é.m. d'oppos.
	homodrome	antidrome	
<i>Planaria lugubris</i>	1.700 mV	1.665 mV	2.000 mV
Têtards de <i>Rana</i>	200	195	335
<i>Carassius vulgaris</i>	112	132	250

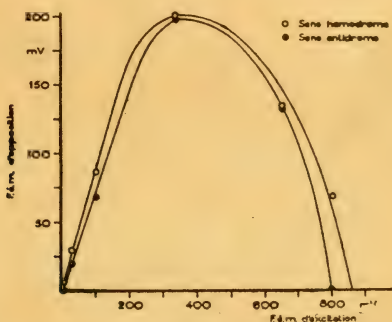


Fig. 4

Mêmes phénomènes chez les têtards de *Rana fusca*.

Un fait remarquable ressort de ces résultats : *Planaria*, malgré sa taille faible (18 mm) comparée à celle des têtards de *Rana* (25 mm) et surtout à celle de *Carassius* (72 mm en moyenne), fournit une f.é.m. d'opposition incomparablement plus grande que ces deux dernières espèces, et son maximum correspond à une valeur beaucoup plus grande de la f.é.m. d'excitation (fig. 6).

VI. *La régulation interne et la f.é.m. d'opposition.* — Il est manifeste que le développement de la f.é.m. d'opposition est un phénomène adaptatif ou régulateur, tendant à diminuer l'effet perturbateur de la f.é.m. d'excitation. Or ce phénomène régulateur est de

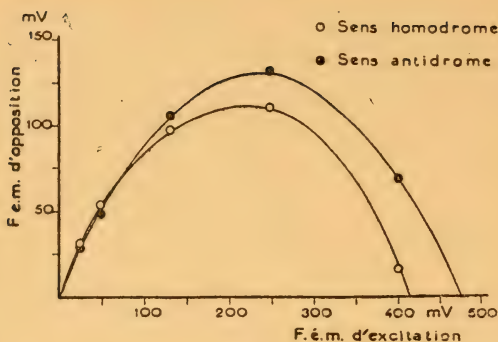


Fig. 5

Mêmes phénomènes chez le Poisson *Carassius vulgaris*.

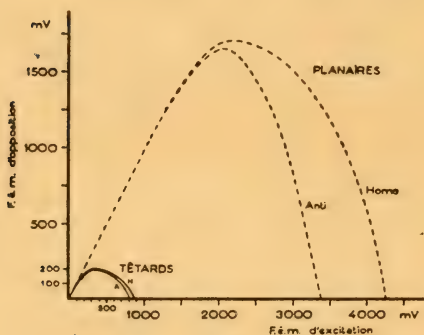


Fig. 6

Graphique d'assemblage montrant la grandeur de la f.é.m. d'opposition chez *Planaria lugubris* comparée à celle des têtards de *Rana fusca*.

valeur très différente suivant les espèces animales considérées, comme nous venons de le voir : chez les unes, il parvient presque à équilibrer la tension de la f.é.m. d'excitation jusqu'à 2 000 mV (Planaires) ; chez les autres, il est loin d'y parvenir et, en tout cas, « abandonne la lutte » au-delà de 250 à 350 mV environ (têtards, Poissons). Autrement dit, la *régulation interne* en réponse à l'excitation galvanique, par la f.é.m. d'opposition, est *bonne* chez les Planaires, *très médiocre* chez les têtards et les Poissons.

D'autre part, nous savons que les Planaires ne présentent jamais que du galvanotropisme cathodique, et que les têtards et les Poissons, par contre, manifestent du galvanotropisme polyphasique

dont les phases anodiques correspondent à des réactions adaptatives d'évitement, de fuite, de « mise à l'abri » relatif quant à l'excitation galvanique.

La confrontation de ces deux ordres de faits paraît imposer la conclusion suivante: quand un animal peut développer une f.é.m. d'opposition suffisante pour diminuer considérablement l'excitation galvanique, il reste cathodique pour toutes les intensités de courant d'excitation jusqu'à ce qu'intervienne l'électro-narcose (ce qui est très visible chez les Planaires); il répond donc à l'action directrice du courant par une réaction tropistique cathodique selon la loi du maximum d'excitation, et à l'action excitante de ce courant par une réaction électrique, ou *régulation interne*; quand l'animal ne peut développer qu'une faible f.é.m. d'opposition, il reste cathodique tant que cette force n'a pas atteint son maximum, mais devient anodique dès qu'il ne peut plus lutter contre l'action excitante et gênante du courant par réaction électrique ou *régulation interne*; c'est-à-dire qu'il cherche à échapper au maximum à cette action en prenant la direction du minimum d'excitation; sa réponse est donc alors une réaction locomotrice orientée (anodique), qui est une *régulation externe*.

VII. *Conclusion générale.* — Les phénomènes régulateurs que nous venons de mettre en évidence dans le galvanotropisme animal présentent une analogie remarquable avec les phénomènes de thermorégulation qui se manifestent chez les Poïkilothermes et les Homéothermes. Les Poïkilothermes ne sont capables que d'une faible thermorégulation *interne*: dans un espace où est établi un gradient thermique, ils réagissent par du *thermotropisme*, c'est-à-dire recherchent la zone correspondant à leur « thermopreferendum », et la trouvent par une série de réactions locomotrices orientées, réactions d'évitement au « trop chaud » et au « trop froid »: leur *régulation thermique est de type externe*. Les Homéothermes, à côté de réactions thermotropiques, manifestent aussi et surtout une *régulation thermique interne*, que les physiologistes ont minutieusement analysée: de ce fait, ils peuvent répondre à d'assez larges variations de température du milieu sans présenter de réactions locomotrices d'évitement.

Aux Homéothermes correspondent dans l'ordre galvanotropique les animaux qui développent une forte f.é.m. d'opposition (*régulation interne*); aux Poïkilothermes, les animaux qui ne développent qu'une faible f.é.m. d'opposition et qui, par conséquent, ne peuvent éviter, dans une certaine mesure, l'action gênante du courant que par des réaction anodiques d'évitement (*régulation externe*). Mais, tandis que la *régulation thermique interne* est d'un type évolué, la *régulation galvanique interne* est d'un type primitif. (Paramécies, Planaires); et, tandis que la *régulation thermique externe* est d'un type primitif la *régulation galvanique externe* semble exister surtout chez des animaux évolués (Arthropodes, comme les Gammarés; Vertébrés, comme les Amphibiens et les Poissons).

Ces conclusions générales sont encore en partie hypothétiques.

La continuation des recherches sur d'autres espèces animales montrera leur validité. Quoi qu'il en soit, nos résultats expérimentaux actuels sur les Planaires, les têtards de Grenouille et les Poissons montrent que les *changements du sens des réactions* (de cathodiques en anodiques) *dans le galvanotropisme polyphasique* doivent être rapportés à la *faiblesse de la f.é.m. d'opposition*. Cette réaction électrique interne en réponse au passage d'un courant d'excitation paraît être un phénomène général ; mais sa grandeur a un caractère spécifique, qui distingue les animaux à galvanotropisme monophasique et les animaux à galvanotropisme polyphasique.

C'est probablement la première fois que l'investigation scientifique atteint des *bases physiologiques* susceptibles d'expliquer les changements de signe périodiques d'un comportement tropistique.

OUVRAGES CITÉS

- BLAZIUS (E.) et SCHWEIZER (F.). — *Pflüger's Arch.*, 1893, 53, 493-543.
EWALD (J.R.). — *Pfäger's Arch.*, 1894, 55, 606-621.
HERMANN (L.) et MATHIAS (F.). — *Pflüger's Arch.*, 1895, 57, 391-405.
NAGEL (W.A.). — *Pflüger's Arch.*, 1895, 59, 603-642.
HYMAN (W.A.) et BELLAMY (A.W.) — *Biol. Bull.* 1922, 5, 313-347.
CANELLA (M.F.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 1937, 12, 1-3.
SCHEMINSKY (Fe.), SCHEMINSKY (Fr.) et BUKATSCH (F.). — *Tabulae Biologicae*, 1941, 19, 2 (Cellula), 76-262.
VIAUD (G.). — *Les Tropismes*. Paris, P.U.F., 1951.
VIAUD (G.). — *Experientia*, 1954, 10, 233-242.
VIAUD (G.). — *Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol.*, 1954, 37, 2^e partie, 145-151. Vol. jubilaire L. Bounoure.
-

LE COMPORTEMENT DIT « MATERNEL » DE LA SOURIS

par Eliane BENIEST-NOIROT,
Bruxelles

La mère souris manifeste vis-à-vis de ses petits les comportements typiques suivants que l'on désigne sous le terme de comportements « maternels » :

1. Les comportements de parturition,
2. Le « retrieving »,
3. La nidification,
4. Le « nursing »,
5. La position d'incubation ou d'allaitement,
6. L'allaitement proprement dit,
7. Le comportement agressif-défensif.

— Les comportements de parturition comprennent trois activités distinctes, manger le placenta, ronger le cordon ombilical, nettoyer le nouveau-né.

— Le « retrieving » consiste dans le transport des petits égarés au nid. (Fig. 1 et 2).

— La nidification se rencontre chez toute souris, mais s'intensifie nettement chez l'animal qui soigne des petits.

— Le « nursing » comprend le nettoyage et le massage des petits au moyen de la langue. A défaut de ces soins, les petits ne peuvent ni uriner, ni déféquer et meurent en conséquence.

— La femelle qui allaite ses petits adopte une position typique, la position d'incubation ou d'allaitement : en écartant au maximum les quatre pattes, elle s'étend sur les petits, de manière à couvrir toute la nichée. (Fig. 3 et 4).

— L'allaitement proprement dit dure environ trois semaines chez la souris.

— Le comportement agressif-défensif, c'est-à-dire l'attaque (et si possible l'éloignement) des animaux intrus est souvent considéré comme un comportement de « défense des petits ». Nous verrons dans la suite s'il y a lieu d'adopter ce point de vue.

La plupart des auteurs pensent que les configurations comportementales que nous venons d'énumérer apparaissent chez l'animal mère sous l'influence de son état hormonal spécifique. Nous nous sommes proposé de rechercher dans quelle mesure l'état hormonal post-partum détermine ces comportements, et dans quelle mesure la situation extérieure (la présence du jeune souriceau) parvient à les déclencher.

Notre expérimentation se divise en trois parties. Nous avons commencé par étudier les composantes de « retrieving », nidification, « nursing » et comportement d'allaitement pour voir si ces actions pouvaient être couramment accomplies par d'autres que la mère. Cela nous a conduit à étudier dans un deuxième moment les comportements de parturition et à chercher si d'autres sujets que la mère se livraient éventuellement eux aussi aux mêmes comportements; par exemple: ronger le cordon ombilical, manger le placenta, etc. Une troisième phase de l'expérimentation a été consacrée à l'analyse du comportement agressif-défensif et des variations qu'il subit dans des conditions de gestation, d'allaitement et de présence de jeunes.

I. — *Les comportements de « retrieving », nidification, « nursing » et position d'allaitement.*

A. — *Groupes adultes.*

Des animaux non mères, répartis en cinq groupes expérimentaux ont été observés durant 5 minutes en présence de trois petits âgés de 24 à 48 heures, les petits placés dans leur cage à un endroit situé hors du nid. Le nombre de réactions « maternelles », sous forme de « retrieving », nidification, « nursing » et position d'allaitement, observées dans chacun des cinq groupes expérimentaux, a été comparé au nombre de réactions « maternelles », observées dans un groupe de mères primipares qui, au cours du second jour après la parturition, ont été observées durant 5 minutes en présence de trois de leurs petits placés en dehors du nid.

Voici quels sont les groupes expérimentaux :

Groupe 1: mères primipares après la lactation,

Groupe 2: femelles en première gestation,

Groupe 3: femelles vierges adultes,

Groupe 4: mâles adultes qui ont vu la partenaire soigner une nichée,

Groupe 5: mâles vierges adultes.

« RETRIEVING »



Figure 1



Figure 2

POSITION D'ALLAITEMENT



Figure 3



Figure 4



Figure 5

La position d'abandon de l'intrus (à gauche) provoque une inhibition de l'agression chez l'animal propriétaire.

Chaque groupe, de même que le groupe de référence des mères primipares, se compose de 20 sujets. Les sujets des groupes 2, 3 et 5 n'avaient jamais vu de petits avant cette expérience.

Les résultats des tests de signification montrent que les comportements de « retrieving », nidification, « nursing », ainsi que la position typique d'allaitement apparaissent aussi fréquemment dans chacun des groupes expérimentaux que dans le groupe des mères primipares.

B. — *Groupes impubères.*

La présence d'un petit déclenche les comportements dits « maternels » chez l'animal adulte, en va-t-il de même chez la souris impubère ?

Nous avons observé en premier lieu quatre-vingt souris impubères qui n'avaient jamais vu de petits. Elles se répartissent parmi ces groupes-ci :

- mâles âgés de 20 à 29 jours,
- mâles âgés de 30 à 39 jours,
- femelles âgées de 20 à 29 jours,
- femelles âgées de 30 à 39 jours.

En second lieu, nous avons soumis à l'épreuve des souris impubères, formant quatre groupes parallèles aux groupes ci-dessus, qui avaient vu la mère soigner une nichée.

Chacun de ces sujets a été observé durant 5 minutes en présence d'un petit âgé de 24 à 48 heures.

Cette expérience, dont les résultats ont été mis en scalogramme, montre que les réactions « maternelles » s'installent successivement et dans l'ordre suivant chez les animaux impubères :

- 1° « nursing »,
- 2° « retrieving »,
- 3° nidification,
- 4° position d'allaitement.

Elle met aussi en évidence que, contrairement à l'animal adulte qui, en présence d'un petit se livre spontanément à tous les comportements « maternels » qu'il soit déjà habitué à soigner un petit ou non, l'animal impubère qui a vu la mère soigner une nichée manifeste plus précocement les comportements « maternels » que l'animal qui n'a jamais vu de petits. Ainsi, nous avons relevé un nombre de réactions de « retrieving » et de nidification significativement plus élevé parmi les groupes, mâles et femelles, âgés de 20 à 29 jours, qui ont pu profiter de l'exemple maternel, que parmi les groupes de même âge qui n'avaient jamais vu de petits avant l'expérience. Toutefois, à l'âge de 30 à 39 jours, cette différence ne se manifeste plus qu'au niveau de la nidification, le « retrieving » étant apparu spontanément à cet âge.

II. — *Les comportements de parturition.*

Dix femelles vierges adultes et dix mâles vierges adultes ont été observés en présence de deux nouveaux-nés dont l'un était pourvu du cordon ombilical et l'autre du cordon et du placenta. Jamais auparavant ces sujets n'avaient vu de petits. Neuf des femelles et huit des mâles ont réagi comme l'animal parturient : ils ont mangé le placenta, rongé les cordons ombilicaux et nettoyé les petits. L'expérience a été reprise avec les trois sujets qui avaient réagi au nouveau-né par l'indifférence ou par l'agression, en évitant tout facteur susceptible de perturber les animaux tel que bruit, gestes brusques, etc.

Ces trois animaux ont réagi positivement aux nouveaux-nés au cours de cette seconde observation.

III. — *Le comportement agressif-défensif.*

A. — *Données générales.*

La souris qui rencontre un intrus sur son territoire réagit vis-à-vis de lui, soit par une attitude tolérante, soit par une agression, très rarement par l'indifférence.

L'animal « propriétaire » tolérant renifle l'intrus des pieds à la tête, le suit fréquemment dans tous ses déplacements, mais ne l'attaque pas, même si l'intrus se permet de prendre place au nid ou d'entamer les provisions de nourriture.

L'animal « propriétaire » agressif attaque l'intrus et le mord à plusieurs reprises. Cette agression est le plus souvent précédée par un reniflement de l'intrus, mais certains animaux très agressifs peuvent attaquer d'emblée tout intrus, omettant de se livrer d'abord à cette prise de contact.

L'animal intrus ne se défend pas contre les agressions qu'il subit, mais se met en « position d'abandon ». La position d'abandon est une attitude typique, « ritualisée » dans le sens qu'attribue l'école de Lorenz à ce terme. Elle consiste à se mettre debout sur les pattes postérieures, les pattes antérieures recourbées et le ventre exposé à l'adversaire. Dans la majorité des cas, l'animal qui se met en position d'abandon crie de manière brusque et stridente. Ces cris et cette attitude sont efficaces dans le sens qu'ils peuvent suspendre l'attaque. Dans le cas où l'animal propriétaire est très agressif, ils ne suspendent pas l'attaque mais provoquent néanmoins une inhibition chez l'agresseur, qui se manifeste, ne fût-ce que sous la forme d'un léger retrait de la tête.

Durant quatre mois, cinquante-huit souris ont été observées journellement en présence d'un intrus, alternativement mâle et femelle, sur le territoire. Nous notions leur attitude à l'égard des intrus (attaque ou non, mode d'attaque).

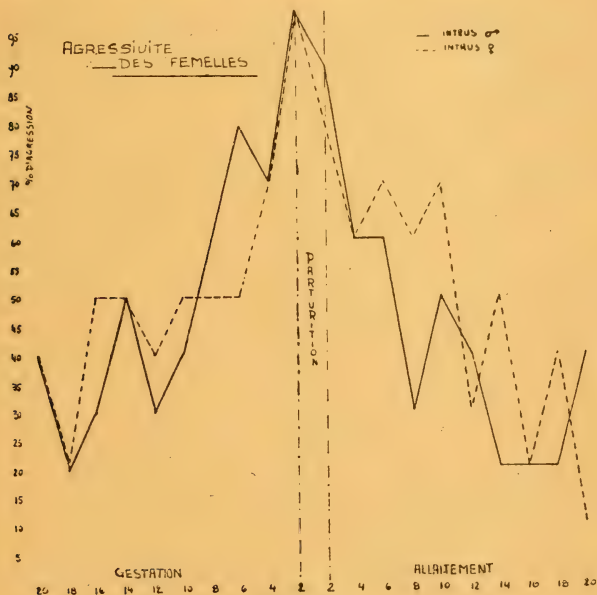
Le traitement statistique de ces résultats montrait que :

— les sujets attaquent plus fréquemment les intrus du même sexe qu'eux que les intrus de l'autre sexe.

— l'agressivité peut varier considérablement d'un sujet à l'autre, et d'un moment à l'autre chez le même sujet. Entre autres, l'exemple d'un partenaire tolérant peut entraîner une diminution de l'agressivité à l'égard des intrus, l'exemple d'un partenaire très agressif peut entraîner une augmentation de l'agressivité à l'égard des intrus; l'animal isolé, privé de partenaire sexuel, devient généralement beaucoup plus agressif qu'auparavant; on peut se demander également dans quelle mesure les petits ne tendent pas à imiter une attitude agressive ou tolérante marquée des parents.

B. — Variations de l'agressivité dans les conditions de gestation, d'allaitement et de présence de petits.

Une population de treize mâles et de treize femelles ont été mis journellement en présence d'un intrus, alternativement mâle et femelle, sur leur territoire; nous notions leur attitude à l'égard des intrus. Les animaux vivaient en couples, chaque couple a été formé d'un mâle et d'une femelle dont l'agressivité vis-à-vis des intrus était



Graphique 1

Remarque : les femelles n'ont pas été fécondées au cours de l'oestrus post-partum, dans quel cas on n'observe pas la diminution de l'agressivité durant la période d'allaitement.

a peu près égale. De cette façon nous ne risquons pas de fausser les résultats par des variations de l'agressivité dues, soit à l'isolement du sujet, soit à l'influence qu'un partenaire nettement plus ou nettement moins agressif peut exercer sur celui-ci.

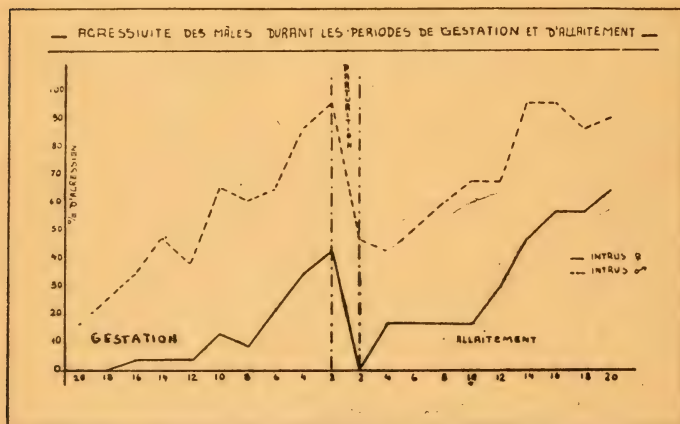
Nous avons constaté ainsi que l'agressivité vis-à-vis des intrus est significativement plus élevée au moment où les sujets soignent leurs petits qu'au moment où ils vivent sans petits.

En analysant plus profondément cette augmentation de l'agressivité, il apparaissait que :

— L'agressivité des femelles augmente progressivement durant les périodes de gestation, atteint un maximum au moment de la parturition et décroît graduellement ensuite durant les périodes de lactation (*graphique 1*).

Remarquons que la plupart des femelles tentent de s'isoler et de fuir le partenaire, à moins qu'elles ne vivent depuis très longtemps avec lui, à l'approche du terme de la grossesse (par exemple, en construisant un autre nid dans la cage ou en chassant le partenaire).

— L'agressivité des mâles croît graduellement durant les périodes de gestation de leur partenaire femelle, décroît brusquement après la parturition de celle-ci et augmente à nouveau progressivement durant le temps que la femelle allaite une nichée (*graphique 2*).



Graphique 2

Les variations de l'agressivité de la femelle, dans le sens d'une augmentation au cours de la gestation, d'un maximum au moment de la parturition et d'une diminution ensuite, allant de pair avec une

tendance marquée à l'isolement, à l'approche de la parturition, constituent peut-être une défense de l'organisme contre la fécondation post-partum, qui entraîne dans la plupart des cas une mortalité élevée parmi les nichées.

L'augmentation de l'agressivité du mâle dont la partenaire est en gestation ou allaite ses petits s'explique peut-être, comme dans le cas de l'animal que l'on isole, par une frustration du besoin sexuel puisque la femelle refuse généralement de s'accoupler durant les périodes de gestation et de lactation.

CONCLUSIONS

La présence d'un petit suffit à déclencher chez l'animal adulte, quelle que soit sa condition hormonale, les comportements dits « maternels » de « retrieving », nidification, « nursing », ainsi que la position d'allaitement. Ces mêmes comportements apparaissent successivement et dans un ordre déterminé chez l'animal impubère, leur installation nécessite un certain niveau de maturité mais elle est plus précoce chez l'animal qui a bénéficié de l'exemple d'un adulte.

Il en va de même pour les comportements de parturition qui apparaissent chez toute souris adulte qui se trouve en contact avec un nouveau-né.

À l'encontre des théories généralement admises, il semble donc que, chez la souris, la manifestation des réactions dites « maternelles » soit indépendante de l'état hormonal du sujet.

Contrairement à ce qui nous est apparu pour les réactions précédentes, pour l'agressivité il semble que le déterminisme hormonal joue un rôle fondamental chez la femelle dans le sens d'une augmentation jusqu'au moment de la parturition et d'une diminution ensuite. (L'agressivité de femelles ou de mâles vierges auxquels l'on confie des petits ne subit aucune variation). L'isolement d'une part, et l'augmentation simultanée de l'agressivité de la femelle à l'approche de la parturition constituent peut-être, dans la perspective évolutive des fonctions de survivance, une défense de l'organisme contre la fécondation post-partum, néfaste au développement des petits.

BIBLIOGRAPHIE

- BEACH F.A. — « The neural basis of innate behaviour ». I. Effects of cortical lesions upon the maternal behaviour-pattern in the rat. *Journ. comp. Psychol.* 24, 1937, pp. 393-440.
II. Relative effects of partial decortication in adulthood and infancy upon the maternal behaviour of the primiparous rat. *Journ. gen. Psychol.*, 53, 1938, pp. 109-48.
« Sex and species differences in the behaviour effects of gonadal hormones ». CIBA Foundation Colloquia on Endocrinology, vol. III
- GRÜNEBERG H. — The genetics of the mouse. 1948.
- KLEIN M. — « Aspects biologiques de l'instinct reproducteur dans le comportement des mammifères ». (L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme, Fondation Singer-Polignac, 1956).
- LEBLOND C.P., NELSON W.O. — « L'instinct maternel après hypophysectomie », 1936, tome II, pp. 548-9. Extrait de : Comptes rendus hebdomadaires des séances et mémoires de la Société de Biologie. 1936, tome II, pp. 548-9.
« Présence d'instinct maternel sans stimulation hormonale ». Idem 1937, Tome I, p. 1064.
- LEBLOND C.P. — « Mécanisme de l'instinct maternel ». Extrait de : Kongressbericht II des International Physiologen-Kongress, 14-19, 1938, Zürich.
- LEHRMAN D. — « On the organisation of maternal behaviour and the problem of instinct ». (L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme, Fondation Singer-Polignac, 1956).
- LORENZ K. — « The objectivistic theory of instinct ». (L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme, Fondation Singer-Polignac, 1956).
- MIRSKAIA L. — « On the presence of kyogenic substance in the mouse placenta », 1929. (Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, vol. L. 1930, p. 107).
- MIRSKAIA et CREW F.A.E. — « Maturity in the female mouse ». (Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, vol. L., p. 179).
« On the pregnancy rate in the lactating mouse ». (Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, vol. LF 1931).
« The Lactation interval in the mouse » (Exp. Journ. of Physiology, 1930).
- RABAUD. — « L'instinct maternel chez les mammifères ». (*Journal de Psychologie* XVIII, 1921, p. 427).
- SMITH W.I. et POWELL E.K. — « The role of emotionality in hoarding ». (Behaviour 1955, 8, p. 57-62).
- TINBERGEN. — The Study of Instinct.
- WIESNER et SHEARD. — Maternal behaviour in the rat. 1934.
-

IMPRIMERIE MODERNE

43, Rue Voltaire - AGEN



